

CIRCULAT

UNIVERSITY OF HAWAII
HONOLULU, HAWAII

Vol. I

30 IX 1949

No. 4

HYDROBIOLOGIA

ACTA HYDROBIOLOGICA, LIMNOLOGICA ET PROTISTOLOGICA

EDITORES:

Gunnar Alm
Drottningholm

H. d'Ancona
Padova

Kaj Berg
København

E. Fauré-Fremiet
Paris

F. E. Fritsch
London

K. Strøm
Oslo

P. van Oye
Gent

W. R. Taylor
Ann Arbor

N. Wibaut-Isebree Moens
Amsterdam



HYDROBIOLOGIA will publish articles embodying original research in the field of Hydrobiology, Limnology and Protistology. It will accordingly include investigations in the general field of Zoo- and Phytobiology of marine and freshwater forms, embracing, among others, research on the Systematics and Taxonomy of the groups covered. Contributions on cellular, medical and veterinary anatomy or physiology will not be published. Preliminary notices, polemics, articles of a purely theoretical nature, and articles published elsewhere will not be accepted. The journal will, however, contain reviews of recent books and papers.

Four numbers of the journal will be published every year. Each number will average about 100 pages. Contributions must be clearly and concisely written. They must be submitted in grammatically correct English, French, German, Italian or Spanish. Long historical introductions will not be accepted. Protocols should be limited. Names of animals and plants must be given according to the laws of binominal nomenclature adopted at the recent International Congresses of Zoology and of Botany, and include the author's name; it is desirable that this last should be given in full. Measures and weights should be given in the decimal system. It is recommended that every paper be accompanied by a short summary, and by a second one, written in an alternative language.

Manuscripts should be typewritten in double spacing on one side of the paper. The original, should be sent; original drawings should be submitted. Text figures will be reproduced by line engraving and hence should not include any shading, although figures which cannot be reproduced in this manner will be accepted if necessary. All drawings should be made on separate sheets of white paper, the reduction desired should be clearly indicated on the margin. The approximate position of text figures should be indicated on the manuscript. A condensed title, should be cited as follows: in the text — Ahlstrom (1934); in the bibliography - Ahlstrom, E. H.; Rotatoria of Florida; Trans. Amer. Micr. Soc. 1934, 53: 252—266. In the case of a book in the text - Harvey (1945); in the bibliography - Harvey, H. W.: Recent Advances in the Chemistry and Biology of Sea Water, Cambridge, University Press, 1945. Author's names should be typewritten in capitals, latin names of animals and plants should be underlined.

Manuscripts may be sent to any member of the board of editors or directly to the hon. secretary, Prof. Dr. P. van Oye, 30 St. Lievenslaan, Ghent, Belgium, to whom proofs must be sent after being clearly corrected. Fifty reprints of the paper with covers will be furnished gratis by the publishers. Additional copies may be obtained at rates which will be sent to the author with the proof.

Books and reprints are to be sent directly to the hon. secretary.

Un nuovo periodo di osservazioni sul fitoplancton del lago di Nemi

(1939—1948)

V. MARCHESONI

Padova, Istituto Botanico.

In un precedente lavoro (1940) già è stata studiata la successione dei diversi popolamenti fitoplanctonici che si erano insediati in questo lago in seguito alle modificazioni idrobiologiche provocate dal notevole abbassamento del suo livello.

Il materiale planctonico è stato raccolto dal prof. D'ANCONA, che già si occupò, assieme alla sign. L. D'ANCONA-VOLTERRA, delle caratteristiche biolimmologiche di questo lago craterico dell'Italia centrale prima e dopo l'abbassamento del suo livello, nelle condizioni originarie di trofismo quindi e nelle condizioni di eutrofismo intervenute in seguito alle modificazioni morfometriche subite dal bacino. Originariamente il lago infatti aveva una profondità di 34 metri; per il ricupero delle navi romane subì un primo abbassamento di 14 metri (1928—1930) e un successivo nuovo abbassamento di altri 9 metri nel 1932. Era quindi prevedibile, data l'imponenza delle variazioni morfometriche apportate al bacino, aspettarsi una successione di molte facies fitoplanctoniche, le quali sono state già studiate fino all'ottobre 1939; il lago però in quell'epoca si trovava ancora di m. 7.85 sotto il livello primitivo; solo nel 1943 si è ristabilito il livello originario.

Alcune domande ci si impongono: si è ormai ristabilita la primitiva facies fitoplanctonica analizzata prima dell'abbassamento del livello? si è avuta ormai la ricomparsa di tutti quei fitoplanctonti che per le mutate condizioni ambientali scomparvero per anni? in quelli ricomparsi l'analisi microscopica rileva particolarità morfologiche diverse da quelle notate precedentemente?

L'analisi dei saggi raccolti in quest'ultimo decennio ci chiarirà molti di questi problemi i cui dati ci possono esser forniti solo da una esperienza biologica come questa, unica forse in natura per la lentezza di riassetto idrobiologico.

Esame dei nuovi saggi.

1939. Già i due ultimi saggi esaminati nel mio primo lavoro, cioè le pescate del dicembre 1938 e quelle dell'ottobre 1939, erano

caratterizzati dalla ricomparsa di *Ceratium hirundinella*, dopo ben dieci anni di sua assenza; questa peridinea non mancava mai nella costituzione del fitoplancton precedente al primo abbassamento. Anche nel nuovo saggio esaminato (30-X-1939) vi è presente frequentemente. Lentamente assistiamo ai primi tentativi di ricostituzione della facies fitoplanctonica originaria. In questo saggio inoltre sono presenti queste altre entità (la cui frequenza in una facies viene indicata con 1 = raro, 2 = sporadico, 3 = frequente, 4 = abbondante e 5 = dominante): *Melosira italica* Kütz. (3), *M. varians* C.A.Ag. (2), *Fragilaria crotonensis* Kitt. (3), *Asterionella formosa* Hass. (2), *Cyclotella Kützingiana* Twait. (3), *Cosmarium bioculatum* Breb. (2), *Staurastrum gracile* Ralfs (2) e *Peridinium cinctum* Ehrb. (2), entità quest'ultima osservata per la prima volta nel plancton del lago di Nemi.

1940. Un saggio primaverile (18-III) ed uno autunnale (3-X) costituiscono le raccolte di questo anno. Il livello dell'acqua sta crescendo lentamente, ma ci troviamo ancora a m. 6.30 sotto il livello originario. La facies a *Ceratium* e *Peridinium cinctum* sembra ormai stabilizzata, essendo essi presenti in tutti e due i saggi con frequenza 3. *Cosmarium bioculatum*, sporadico in marzo e abbondante in ottobre, è ancora presente nelle acque pelagiche; anche questa entità, acquisita dalle acque del lago da quando ancora nella zona litorale si era sviluppata una ricca vegetazione a *Myriophyllum* e *Najas* in seguito all'abbassamento del livello, si è ormai stabilizzata da anni fra i planctonti eupelagici. La sporadicità di *Staurastrum gracile* oltre che nel saggio di marzo anche in quelli del 1939 e l'assenza in quest'ultimo saggio di ottobre denotano vani i tentativi di questa entità, di grande valore fisionomico nei popolamenti precedenti all'abbassamento, di riportarsi nell'equilibrio biologico originario.

Queste supposizioni hanno un loro valore, anche se i saggi a disposizione non sono molti in un ciclo annuale e anche se sono stati raccolti in stagioni diverse; infatti, come ho già rilevato nel mio primo lavoro, la vita fitoplanctonica in questi laghi di tipo tropicale non subisce alcun arresto neppure nei mesi invernali, la maggior parte dei fitoplanctonti essendo euritermici e rinvenibili nel plancton di tutte le stagioni.

1941. Tre raccolte sono state fatte in questo anno e precisamente in maggio (20-V), in ottobre (1-X) e in dicembre (29-XII). Il livello rapidamente si è innalzato, trovandosi a soli 3 m. dal livello originario. L'alternanza di facies a prevalenza o anche presenza dominante di determinate entità prosegue. Sta quindi verificandosi quanto D'ANCONA aveva previsto ancora nel 1936: le alternanze non saranno periodiche annuali, ma piuttosto si manifesteranno dei periodi irregolari di prevalenza o di scomparsa di determinate specie, più sensibili al variare dei fattori ambientali. I fenomeni di concorrenza vitale fra fitoplanctonti eupelagici ed entità della zona litorale o entità meglio adatte ad

ambienti stagnali cioè entità eleoplanctoniche, stabiliscono ora le diverse facies planctoniche.

Il saggio di maggio rimane ancora caratterizzato da *Peridinium cinctum* (3), *Cosmarium bioculatum* (3), *Staurastrum paradoxum* (2) presente anche nella sua var. *longipes* Nordst., ma è dominato da una massa di minutissime Protococchi tipo *Chlorellaceae* e da altre Protococchi pure di tipo eleoplanctonico, come *Scenedesmus bijugatus* Kütz. (2), *Oocystis lacustris* Chodat (2), *O. solitaria* Wittr. (3), *Chodatella longiseta* Lemm. (2), *Crucigenia triangularis* Chodat (2) e *Coelastrum sphaericum* Naeg. (3); per la prima volta fa la sua comparsa *Staurastrum lunatum* Ralfs var. *planctonicum* W. & G. S. West (2). Sporadici e non solamente in questo saggio ma anche negli altri due di quest'anno sono *Ceratium*, *Asterionella formosa*, *Melosira italica*, *Fragilaria crotonensis* e *Microcystis flos-aquae*, specie queste tutte eulimnetiche che non sono capaci di ritrovare il loro optimum in queste acque pelagiche, pur essendo esse ancor dotate di eutrofismo.

Il saggio di ottobre è inaspettatamente caratterizzato da dominanza di *Synedra danica* Grun. (5), specie questa che aveva dominato molte facies planctoniche delle acque eutrofiche al massimo dopo gli abbassamenti.

Dominante nel saggio di dicembre è invece *Peridinium cinctum*, accompagnato dalle sopracitate entità, da *Anabaena catenula* Born. (2) e *Mougeotia viridis* Wittr. presente in pochi filamenti sterili.

La prevalenza di Protococchi del primo saggio, quella di *Synedra danica* nel secondo e di *Peridinium cinctum* nel saggio di dicembre sono senza dubbio indicatrici di eutrofismo.

1942. Due facies planctoniche qualitativamente povere rivelano i saggi tanto di fine settembre (30-IX) che di dicembre (30-XII). Il livello delle acque ormai è inferiore di soli 1.20—1.30 m. al livello originario. Le temperature dell'acqua in superficie non sono molto dissimili da quelle riscontrate lo scorso anno quasi ad identica data (21.5° invece di 19.5 e 9.3° a fine dicembre invece di 8°). Sarebbe naturale aspettarsi quindi una fisionomia quasi identica a quella rilevata l'anno precedente. Invece il saggio di fine settembre è dominato da *Ceratium* (5) al posto di *Synedra danica* e quello di fine dicembre proprio da *Synedra danica* (5) invece che da *Peridinium cinctum*. *Staurastrum paradoxum* (3), *Peridinium cinctum* (2), *Fragilaria crotonensis* (2) e *Cosmarium sphaerostichum* (3) accompagnano il *Ceratium* nel primo saggio; *Ceratium hirundinella* (3), *Melosira italica* (3), *Staurastrum paradoxum* e *St. gracile* (2—3) accompagnano *Synedra danica* nel secondo saggio.

1943. L'unico saggio è stato raccolto in aprile (18-IV); il livello ormai è giunto alla soglia dell'emissario. Le acque sono ricchissime in zooplancton. Anche il fitoplancton vi è ricco, costituito da *Lepocinclis Steinii* Lemm. (4), *Asterionella formosa* (3), *Clo-*

sterium aciculare West (3), *Ceratium hirundinella* (2), *Cosmarium bioculatum* (2) e *Staurostrum gracile* (2). La ricomparsa di *Closterium aciculare* è quanto mai interessante, perchè questa entità non era stata ancora rinvenuta dal periodo dell'abbassamento e perchè caratterizzava molto i saggi planctonici originari essendo presente durante tutto l'anno. Fra tutte le facies planctoniche che si sono susseguite dopo l'abbassamento questa è fin'ora la più coincidente con quella originaria. Possiamo quindi parlare di facies stabilizzata? L'esame degli altri saggi invece ci indicherà che anche questa facies è uno dei tanti stadi di una fase di successione ancora sempre aperta.

1947. Dopo tre anni di interruzione le raccolte furono continuate anche a livello ristabilito. Nel saggio di settembre (13-IX) si rileva un fitoplancton insolitamente scarso. Condizioni più favorevoli allo sviluppo fitoplanctonico sono riferite invece dal saggio di dicembre (31-XII), ma dobbiamo premettere che la produttività di queste acque sia di quelle già esaminate negli ultimi tre saggi sia di quelle del 1948 è di molto diminuita. Lentamente ora le acque si avviano ad assumere una fisionomia eulimnetica attraverso facies eleoplanctoniche di diverso tipo da quello sin'ora osservato e attraverso facies riflettenti l'antico equilibrio. Il saggio di dicembre infatti ad abbondante *Melosira italica* (4) è caratterizzato inaspettatamente da dominanza in *Gonatozygon Brebissonii* De Bary, desmidiea questa che compare per la prima volta in queste acque.

1948. Che questa interessante desmidiea, molto adatta alla vita di sospensione per le sue cellule esilissime e fusiformi, si sia stabilizzata nelle acque pelagiche caratterizzando una nuova facies eulimnetica, lo osserviamo dalla sua persistenza anche nei saggi del 1948 (25-IX e 14-X). Questi ultimi saggi poi interessano ancor più per l'abbondanza in *Aphanizomenon flos-aquae*, cianoficea veramente eulimnetica, che quasi sempre presente nel plancton precedente all'abbassamento, ricompare ora dopo ben 18 anni.

Le entità osservate in questa facies fitoplanctonica autunnale sono:

- Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs (4)
- Anabaena catenula* Born. et Flach. (2)
- Peridinium inconspicuum* Lemm. (3)
- Peridinium marchicum* Lemm. (2)
- Ceratium hirundinella* O. F. Müll. (3)
- Melosira italica* Kütz. (2)
- Cyclotella Kützingeriana* Thwait. (3)
- Fragilaria crotonensis* Kitt. (2)
- Asterionella formosa* Hass. (1)
- Gonatozygon Brebissonii* De Bary (5)
- Closterium aciculare* West (2)

Staurastrum gracile Ralfs (3)
Staurastrum paradoxum Meyen (3)
Mougeotia viridis Wittr. (1)
Gloeococcus Schroeteri Lemm. (3)

Entità acquisite recentemente come *Gloeococcus Schroeteri* e *Gonatozygon Brebissonii*, entità del plancton originario che continuarono ad esser presenti nelle acque di Nemi anche dopo l'abbassamento del suo livello, come *Melosira italica*, *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa*, ed infine entità pure del plancton originario ma che scomparvero in seguito alle modificazioni idrobiologiche apportate dall'abbassamento, per ricomparire dopo un tempo più o meno lungo come *Ceratium hirundinella*, *Closterium aciculare*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Staurastrum gracile* e *St. paradoxum*, costituiscono questa ultima facies planctonica.

*Le diverse fasi per il raggiungimento
dell'odierno equilibrio.*

L'ultima facies esaminata, cioè quella dell'autunno 1948, è ben poco dissimile da quelle originarie osservate negli anni 1923-1926 antecedenti al parziale svuotamento del lago. 12 entità delle 15 elencate erano presenti. Le differenze fisionomiche sono date solo da tre entità di nuovo apporto.

Prevedere la scomparsa di molte entità in seguito alle modificazioni subite dal bacino nel periodo 1928-1932, era cosa naturale; più difficile sarebbe stato prevedere se queste entità sarebbero ricomparse anche dopo molti anni.

Si è quindi potuto fare subito una distinzione fra entità algologiche indifferenti al variare del mezzo ambiente ed entità sensibili non solo al sopraggiunto eutrofismo ma anche alle condizioni di una nuova vita pelagica; *Ceratium hirundinella* e *Aphanizomenon flos-aquae* scomparvero per queste esigenze. Invece *Melosira italica* e *Asterionella formosa*, frequenti nelle acque originarie, divennero abbondanti, dopo l'abbassamento, per le migliorate condizioni trofiche del bacino ed anche dominanti certe facies planctoniche. La riduzione e scomparsa dell'ipolimnio nei mesi estivi determinò la sparizione di certe entità eulimnetiche stenoterme, come *Closterium aciculare*, *Staurastrum paradoxum* e *St. gracile*.

Essendo stato molto lento l'assestamento idrobiologico del lago (il livello originario venne raggiunto solo nel 1943), anche la ricomparsa delle entità eulimnetiche, scomparse dopo l'abbassamento, è avvenuta gradualmente e con lentezza: *Staurastrum paradoxum* e *St. gracile* ricomparvero dopo 4 anni circa, *Ceratium* solo dopo 10 anni, *Closterium aciculare* dopo 15 anni e *Aphanizomenon* solo dopo 18 anni circa. La ricomparsa di queste entità è sempre stata caratterizzata da una loro dominanza nel

saggio, il ch  presuppone che   avvenuta in dipendenza di fattori ottimali.

Un incessante susseguirsi di facies nuove ha caratterizzato il raggiungimento dell'attuale fisionomia, che potrebbe esser mantenuta, ma che potrebbe esser soggetta ancora ad altri mutamenti, se le entit  diverse che improntano gli ultimi saggi esaminati non hanno ancora raggiunto il perfetto equilibrio biologico.

L'aumentato eutrofismo delle acque subito dopo l'abbassamento fu certamente in un primo tempo uno dei fattori mutanti la fisionomia fitoplanctonica originaria; l'equilibrio delle cenosi eulimnetiche fu distrutto poi dai nuovi dati morfometrici del bacino (profondit  di soli 13 m. invece di 34 m., come era in origine) ; questo si present  con regioni biologiche meno distinte e, causa il pendio pi  dolce dei bassifondi, permise l'insediamento di una lussureggiante vegetazione subacquea, che favor  l'espandersi di entit  appartenenti al plancton litorale e la costituzione di un vero eleoplancton.

L'invasione delle acque centrali da parte di una massa di Diatomee litorali e neritiche ne fu la prima conseguenza, alla quale fece seguito la coesistenza delle poche entit  pelagiche sopravissute con entit  litorali ed entit  eleoplanctoniche. Per molti anni si delinea una vera concorrenza vitale fra tali gruppi di entit  a diversa ecologia; questa concorrenza si manifesta in una successione di facies fitoplanctoniche, parte delle quali sono dominate dalle Diatomee pelagiche rimaste (*Melosira*, *Fragilaria*, *Asterionella*, *Synedra* sp. pl.) e parte dalle Protococchi caratteristiche di ambienti eleoplanctonici.

La facies eleoplanctonica poi diventa sempre pi  dominante, anche se dopo quattro anni ricompaiono i *Staurostrum* pelagici, anche se nel 1939 fa la sua ricomparsa *Ceratium hirundinella*. E non solo le Protococchi subentrano al mantenimento in dominanza di questa facies, ma anche alcune Desmidi e, come *Gonatozygon monotaenium* De Bary, che riesce ad avere in alcuni saggi del 1938 la dominanza quasi assoluta. Anche gli ultimi saggi esaminati, cio  quelli del 1947 e 1948, ripetono e risentono di questa concorrenza che sembrava ormai frenata dalle cenosi eulimnetiche: un'altra Desmidi a, precisamente *Gonatozygon Brebissonii* De Bary subentra in dominanza in questi ultimi saggi, ma   probabile che anche questa entit  non persister  in queste acque, poich  sopraffatta dalla facies originaria le cui entit , con la ricomparsa di *Closterium aciculare* e *Aphanizomenon flos-aquae*, sono tutte presenti.

Passando in rassegna queste facies instabili di tipo eleoplanctonico, dobbiamo notare un loro continuo regresso pi  ci avviciniamo agli ultimi saggi a favore delle entit  originarie che posseggono ormai una dominanza qualitativa e per lo pi  anche quantitativa.

Fra le facies eleoplanctoniche dominanti le acque negli anni

consecutivi all'abbassamento e le loro facies in regresso di questi ultimi anni, troviamo intercalate anche altre facies rispecchianti condizioni ecologiche intermedie a quelle richieste dall'eleo-plancton, come quella a *Peridinium cinctum* Ehrb. apparsa nel dicembre 1939 ed esauritasi già nel 1942.

L'instabilità di equilibrio biologico di queste acque ad eutrofismo sempre più decrescente verso l'originario stato trofico è visibile dalla tabella riportata a pagina 68, anche se in questa si tien conto delle sole principali entità rinvenute nella regione pelagica.

Delle entità caratteristiche dell'antica fisionomia fitoplanctonica, ben poche non si ritrovano negli ultimi saggi (es. *Anabaena spiroides*, che ha persistito nelle acque fino al 1934, ma che dopo non fu più ritrovata); ma di fronte a queste perdite eventuali, le acque di questo lago hanno acquisito altre entità:
Peridinium cinctum Ehrb.

Gonatozygon Brebissonii De Bary, entità questa che è abbondante in questi ultimi saggi planctonici; questa rara desmidiacea, molto adatta alla vita di sospensione, si presenta con particolarità morfologiche ben diverse da quelle descritte da Ralfs, De Bary e Rabenhorst. Le cellule, che sono cilindriche subfusiformi e con estremità subcapitata, hanno una lunghezza di 20—30 volte il diametro (lunghezza variabile da 98—147 μ , larghezza 4.8—5.2 μ e larghezza agli apici di soli 3 μ) e una parete cellulare evidentemente granulosa. Non si può certo avvicinare per questi caratteri alla var. *laeve* di Hilse; le divergenze morfologiche rientrano però nella serie di variazioni estreme della specie tipica, per cui questa forma nuova deve interpretarsi come ecotipo ambientato in acque di tipo tropicale.

Gloeococcus Schroeteri Lemm.

Crucigenia triangularis Chodat

Coelastrum sphaericum Naeg.

Chodatella longiseta Lemm.

Staurastrum lunatum Ralfs var. *planctonicum* W. & G. S. West, comparso solo in alcuni saggi del 1941—1942; tale entità non era stata mai segnalata in acque di tipo tropicale (secondo la distinzione di Forel), mentre possiede ampia distribuzione e diffusione nelle acque di tipo temperato; alcune sue particolarità morfologiche diverse (semicellule terminanti in una spina cortissima e dimensioni minori: 32—34 $\mu \times 28 \mu$) la definiscono ecotipo più che varietà nuova.

Complessivamente le entità algologiche che fin'ora sono state rinvenute nelle acque pelagiche di questo lago ascendono a 165; rilevante è il numero di queste specie che si sono avvicinate nei diversi periodi a dati ambientali diversi, se pensiamo che

[illegible]

negli anni 1923—1926, cioè prima dell'abbassamento, la facies pelagica non enumerava che sole 47 entità, pur essendo comprese fra esse anche le entità ticoplanctoniche.

Questo lago con tutte queste sue vicende idrobiologiche ci offre quindi un magnifico esempio di quella colonizzazione graduale e lenta che regola i fenomeni di ripopolamento di acque deserte o di acque che tendono a un trofismo diverso.

Il lago di Nemi, come in genere la maggior parte dei piccoli laghi, è un lago chiuso all'immigrazione attiva, per cui le cenosi eulimnetiche riscontrate in questi ultimi saggi furono ricostituite lentamente e gradualmente dalle stesse entità originarie che si sottoposero a vita latente finchè le condizioni ambientali non furono loro favorevoli. Le cenosi di tipo eleoplanctonico le specie eleoplanctoniche invece apparvero parte per immigrazione passiva da ambienti diversissimi (fossati, pozze e piccoli stagni) sempre esistenti o vicino al lago o poco lontano dal lago e parte per immigrazione attiva dalle regioni litorali del lago. Infatti, mentre nessuna entità specifica del limnoplanton è stata acquisita per la troppa distanza di ambienti possedenti un vero limnoplanton, moltissime sono invece le entità di tipo eleoplanctonico comparse.

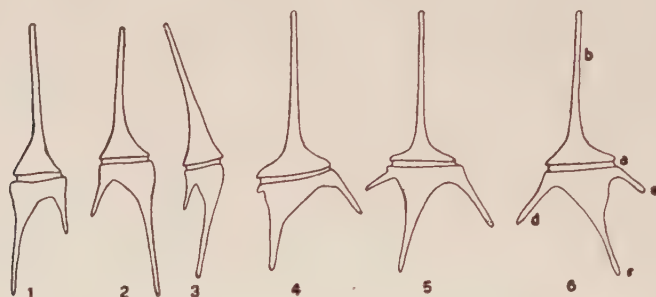
Dal complesso poi delle diversissime e rapidissime fasi offerte da questa successione, dobbiamo constatare che nella colonizzazione dei bacini lacustri ha più importanza la fase di assestamento, cioè di conservazione delle entità che hanno raggiunto quel dato ambiente, che la fase di occupazione; questa fase infatti è facilmente raggiungibile dalle microfite, data l'azione a distanza della loro dispersione principalmente anemocora, ma anch'essa possiede un limite, altrimenti si poteva prevedere che anche le cenosi eulimnetiche avrebbero potuto ricevere entità nuove come è accaduto per le cenosi eleoplanctoniche. La fase di conservazione invece è difficile per qualsiasi ambiente acqueo, l'occupazione dovendo coincidere con numerosi fattori ecologici che le entità algologiche richiedono per lo più solo in quella data misura. Minime variazioni di questi fattori apportano spesso fenomeni di concorrenza con dominanze fugaci che complicano le fasi della successione.

Modificazioni morfologiche intervenute nel Ceratium ricomparso.

Variazioni ambientali così vaste come quelle che si sono verificate in questo lago non solo hanno apportato modificazioni sulla composizione del fitoplancton ma hanno fatto risentire i loro effetti anche sulle entità fitoplanctoniche.

Anche l'occhio meno esperto esaminando i *Ceratium* ricomparsi dopo l'abbassamento (fig. 4—6) in confronto con quelli originari

(fig. 1—3), si accorgerebbe dell'avvento di notevoli variazioni morfologiche, che maggiormente risalteranno dall'esame biometrico di una loro popolazione.



Ceratium hirundinella prima (Fig. 1—3 da saggio raccolto il 11-X-1923) e dopo l'abbassamento del livello (Fig. 4—6 da saggio raccolto il 3-X-1940)

Analoghe constatazioni sono state fatte anche in entità zooplanctoniche, specialmente nelle Dafnie (U. D'ANCONA 1937 e L. VOLTERRA-D'ANCONA 1938).

Queste modificazioni morfologiche intervenute in entità fitoplanctoniche in grado più o meno rilevante secondo la loro plasticità di reazione al mezzo ambiente erano prevedibili e ancor più comprensibili se ricordiamo il concetto di unità-lago, oggi giorno sempre più valorizzato da continui studi limnologici di ricercatori italiani (Baldi e collaboratori) e stranieri. Le condizioni fisico-chimiche e quelle biologiche concorrono alla formazione di una fisionomia biologica individuale e caratteristica per ogni singolo ambiente lacustre. L'unità-lago non può sfuggire a nessun ricercatore; le differenze fisionomiche in molte entità algologiche sono così evidenti che si può individuare il bacino dalle caratteristiche morfologiche delle entità insediate.

L'esistenza di forme locali in *Ceratium* era nota anche ai primi ricercatori di planctologia; i bacini lacustri, che rappresentano tanti biotopi per l'isolamento delle popolazioni che vi sono insediate, sono gli ambienti più adatti per la frammentazione della specie e per la differenziazione in razze locali, che sono state studiate da BACHMANN, SELIGO, ZEDERBAUER e moltissimi altri, ma i loro tentativi di classificazione, osservati alla luce del problema microevolutivo odierno, si devono considerare inutili poichè esiste una gamma di forme tali quanti sono i biotopi offerti dalla natura.

Per i problemi della variabilità e la formazione di forme locali il genere *Ceratium* è forse fra i più interessanti offertici dalla microflora, data la grande plasticità di questa entità alle condizioni ecologiche e data la possibilità di una analisi microsiste-

matica sicura quando l'analisi delle forme genotipiche localizzate in quel dato biotopo è preceduta dall'analisi del ciclo annuale di variabilità fenotipica.

Anche la scelta dei caratteri distintivi non incontra gravi difficoltà; sono caratteri distintivi il ciclo biologico stesso della forma, quindi il predominare in quel dato tempo della forma a 2 o a 3 appendici inferiori, le dimensioni del diametro, della lunghezza delle appendici inferiori e di quella superiore, ma soprattutto l'angolo formato dalle due maggiori appendici inferiori.

Mentre prima dell'abbassamento le forme a 3 appendici inferiori facevano rapida comparsa solo nei mesi autunnali, dopo l'abbassamento questa forma è la predominante per tutto il ciclo annuale. Inoltre la forma originaria era molto affusolata nell'appendice superiore. Evidenti modificazioni poi si rilevano se prendiamo in considerazione i valori delle medie di alcuni caratteri, quali larghezza a, lunghezza appendice superiore b, lunghezza dell'appendice inferiore c e l'angolo formato dalle appendici c e d. Le medie sono corrette dal relativo errore standard per dare un'idea della dispersione dei valori dei caratteri sottoposti a misurazione e dalla deviazione standard per colpire l'ampiezza della dispersione.

I dati elaborati statisticamente sono i seguenti:

	caratteri	media	devia- zione standard	errore standard
Prima dell'abbassamento (1923)	larghezza a	49.7	2.79	0.39
	lunghezza append. b	146.5	10.96	1.55
	" " c	123.9	12.60	1.78
	angolo fra cd	18.68	4.40	0.62
Dopo l'abbassamento (1940)	larghezza a	72.6	4.19	0.59
	lunghezza append. b	163.9	12.45	1.76
	" " c	102.6	6.84	0.96
	angolo fra cd	46.82	7.61	1.07

Dall'esame dei valori delle medie e relativi errori di questi quattro caratteri presi in esame su un numero $n = 50$ di varianti, non vi è alcun dubbio che ci troviamo di fronte a due popolazioni ben distinte; i valori metrici della popolazione subentrata dopo l'abbassamento sono superiori a quelli che si osservavano precedentemente tranne che per il valore metrico dell'appendice c. La dispersione dei valori in ognuna delle due popolazioni è più che normale, l'ampiezza della dispersione racchiudendo il massimo e il minimo scostamento rispetto al valore medio; il 100 % dei varianti infatti è compreso entro i valori $M \pm 3 s$.

Una differenza statisticamente significativa fra queste due popolazioni si ottiene applicando il procedimento del „t” di „Student” e R. A. Fischer. I valori del „t” per le stesse coppie di medie già prese in considerazione sono:

larghezza a	32.25
lunghezza app. b	7.49
„ „ c	10.54
angolo fra cd	22.70

Questi dati sono altissimamente significativi anche per un livello di P ($P < 0.1$) molto severo, per cui le medie dei caratteri considerati si devono considerare appartenenti a due popolazioni distinte. I caratteri significativamente più diversi sono quelli riguardanti il diametro e l'angolo fra le due appendici inferiori c e d.

Constatato anche coi metodi statistici l'alto grado di differenziazione del *Ceratum subentrato* dopo l'abbassamento, sarà interessante ora seguire la stabilità di questa nuova popolazione negli anni successivi che sempre più avvicinano il lago alle condizioni idrobiologiche originarie, rilevando statisticamente le successive modificazioni nel caso intervenissero coll'affievolimento dell'azione modificante che le ha prodotte in un primo tempo. Si sono già verificati infatti dei periodi di instabilità in questi ultimi anni, rilevabili dalla presenza di molte forme anormali in certe popolazioni.

L'osservazione fatta già nel mio primo lavoro, cioè la coesistenza nei saggi del 1939 di forme dei due tipi con forme di graduale passaggio fra i due tipi, escluderebbe la possibilità che si tratti di forma di nuova colonizzazione.

Questa grande esperienza in natura ci ha quindi dato un bellissimo esempio di differenziazione di forme in dipendenza alle modificazioni subentrate nell'unità-lago. Dai caratteri morfologici intervenuti nella nuova forma, così distinti da quelli della forma originaria, si deve supporre che l'evoluzione ha agito in modo radicale sorpassando i limiti distintivi della differenziazione di biotipo attiguo.

L'azione modificante può esser ancora presente in queste acque, ma in questo decennio si sarà affievolita e si affievolirà sempre più, il lago avendo ormai presto raggiunto l'equilibrio originario, come ci è stato indicato dalla costituzione delle biocenosi pelagiche. E' quindi probabile che il differenziamento si sia effettuato per variabilità genetica e non per variabilità modificativa non ereditaria. Infatti, anche se si trattasse di modificazione più o meno durevole, nelle osservazioni di un decennio di saggi con condizioni ambientali che si avviano all'equilibrio originario si avrebbero dovute notare delle variazioni più o meno graduali tendenti alla forma originaria.

Il problema merita di esser ripreso dopo l'esame di altri saggi di raccolta in anni prossimi, per dare forse un valido contributo, oltre che alle ipotesi riguardanti il meccanismo e il ritmo della colonizzazione, anche ad alcuni problemi interessanti la micro-evoluzione, quali l'attuarsi di una endemizzazione di un nuovo biotipo, la specificità e il grado di differenziazione esercitato dalle condizioni ambientali.

Summary

In 1940 I made some researches on the phytoplankton of Nemi lake and was particularly interested in the succession of the various populations which settled on the lake owing to the considerable lowering (23 meters) of its level between 1928-1932. The original level was reestablished only in 1943. The changing of the plankton depended on the modified ecological conditions of the water. Only in these last years the original phytoplanktonic facies was reestablished. Some typically pelagic species reappeared only many years afterwards, for instance *Ceratium hirundinella* 10 years later, *Closterium aciculare* 15 years later and *Aphanizomenon flos-aquae* only 18 years later. In *Ceratium*, after lowering of the lake level, some, by biometrical and statistical techniques, significantly different features were perceived.

The Nemi lake with all its hydrobiological vicissitudes offered us a wonderful example of gradual and slow colonization and by *Ceratium* an example of differentiation of a new local race in dependence on new surrounding conditions.

BIBLIOGRAFIA

- BALDI, E. Isolamento e differenziazione in popolazioni planctiche di acqua dolce. *Experientia*, 1946, 11/12.
- D'ANCONA, U. Relazione sulle ricerche idrobiologiche e idrografiche compiute nel Lago di Nemi. *Int. Rev. ges. Hydrob. u. Hydrogr.*, 1942, 41: 235—264.
- D'ANCONA, U. e L. VOLTERRA D'ANCONA: Esperienze in natura sul plancton del Lago di Nemi. *Int. Rev. ges. Hydrob. u. Hydrogr.*, 1937, 35: 469—482.
- MARCHESONI, V. Il fitoplancton del lago di Nemi prima e dopo l'abbassamento del suo livello (1923—1939). *Int. Rev. ges. Hydrob. u. Hydrogr.*, 1940, 40: 305—345.
- PIROCCHI, L. Endemotipi di copepodi e cladoceri in piccole acque del Carso. *Mem. Ist. Idrob. Pallanza*, 1942, 1: 169—212.
- VOLTERRA D'ANCONA, L.: Un nuovo periodo di ricerche sulle *Dafnie* di Nemi. *Int. Rev. ges. Hydrob. u. Hydrogr.*, 1938, 38: 571—603.

Temperature Characteristics of Sodon Lake. A dichothermic lake in Southeastern Michigan

by

Curtis L. NEWCOMBE and John V. SLATER

Cranbrook Institute of Science, Bloomfield Hills, Michigan
and Wayne University, Detroit, Michigan.

Table of contents

Introduction	346
Remarks on Dichothermic Lakes	348
Topographical Conditions of the Area	350
Morphometry of Sodon Lake	353
Seasonal Temperatures	356
Summer	356
Fall and winter	359
Spring	363
The Heat Budget of Sodon Lake	364
Discussion	364
Surface temperatures	365
Bottom temperatures	369
Intermediate water layers considered in relation to dichothermy	371
Summary and Conclusions	375
Literature cited	377

Introduction

Explanations of numerous natural phenomena in lake waters are dependent upon the temperature factor. If a lake is likened to an organism, then its basal metabolism test depends upon a knowledge of its temperature characteristics. The complex of physical, chemical and biological factors within the relatively closed water system that defines many lakes may be best understood, perhaps, by studying a small, deep lake, well protected from wind action, and with a relatively circular shore line and a steep littoral slope. Such a lake is Sodon. Our interest in the waters of Sodon Lake is primarily a biological one, for here the littoral plant-animal community is expressly adapted for

population analysis, a phase of aquatic study greatly in need of elaboration.

Early in the stage of preliminary observation it became clear that the very characteristics of the fauna and flora of this lake which might be least expected are the ones that embody most scientific interest. The zonation of shore animals and plants is unusually restricted and abrupt; there is evidence of a faunal desert under most of the deeper waters of the lake; and also, the lake seems to be poor in variety of animals. Here, then, is a specific set of ecological problems in, as events have shown, an unusual type of lake.

Population studies were initiated during the summer of 1947, but initial emphasis was placed on certain physical and chemical factors that regulate the metabolism of the lake and largely determine its population density. As so well expressed by Hutchinson (1941), "Before any biological activities can be considered, it is necessary to have an understanding of the purely physical movements of substances in a thermally stratified lake." The study has not progressed sufficiently far to permit a complete mathematical analysis of the extent and nature of physical forces causing vertical and horizontal transport of suspended materials. Were we to know the coefficient of eddy conductivity and related theoretical phenomena, we would not have directly advanced our immediate purpose, namely to understand the lives of natural biotic communities of the lake habitat, and their relation to the environment in which they grow, reproduce, mature and die. Ecological interest, then centers in temperature as an environmental factor of paramount importance to the incidence of practically all other environmental conditions. Physical and chemical factors of Sodon Lake in their relation to biological productivity are treated in a separate paper (Newcombe and Slater, 1950).

An additional and no less important phase of this inquiry rests in the unusualness of the temperature gradient, *per se*, considered quite apart from any direct biological implications. Already, attention has been called briefly to this physical phenomenon (Newcombe and Slater, 1948) and it is our purpose here to describe in some detail the thermal properties of Sodon Lake waters with emphasis on the interactive factors contributing to these characteristics.

The writers are indebted to several individuals and groups for assistance during the progress of the investigation. For generously providing facilities needed in the field studies that were conducted on his lake, we wish to thank Mr. Gustavus D. Pope, Trustee of the Institute of Science, whose interest in the Sodon Lake researches has been most helpful.

Funds for the purchase of the Foxboro resistance thermometer used in the work were made available to the Institute of Science

by a grant from the Michigan Academy of Science, Arts and Letters, requested by Dr. S. A. Cain and one of the writers (C.L.N.). Special thanks are expressed to: Dr. Albert S. Hazzard, Director of the Institute for Fisheries Research of the Michigan Department of Conservation, for arranging to have an inventory map made of Sodon Lake; and to Professor C. M. Creaser of Wayne University for the loan of equipment.

To help achieve uniformity, all of the actual temperature readings reported in this paper were made by one of the writers (C.L.N.). On several occasions we received assistance from Dr. S. A. Cain, Messrs. W. P. Nickell and F. T. Knapp to whom we wish to express our appreciation.

Remarks on Dichothermic Lakes

Knowledge of thermal properties of lake waters had its origin before the science of limnology. As early as 1850, it was observed by Simony that the decrease in temperature from surface to bottom during the growing seasons was particularly rapid throughout a definite, intermediate layer. It was during the later eighteen hundreds that Richter made his pioneering investigations of the Wörthersee in Austria, and used the term "Sprungschicht", our *thermocline*, for the stratum of rapidly falling temperature with increase in depth.

Since the early nineteen hundreds, much information has been gained on the importance of thermal stratifications in the economy of lake waters. A large percentage of all lakes studied has been found to have a thermocline during some part of the year. But not all lakes have thermoclines. Worthington and Beadle (1932) failed to find thermoclines in several large South African lakes and their absence is not limited to the lakes of any particular climatic zone. While progress has been made in understanding the nature of the thermocline, the way in which it forms is still an open question (Welch, 1995).

Except for several instances of relatively short time investigations in widely scattered places, continuous and intensive temperature investigations of lake waters have been centered chiefly in the Austrian, Swiss, and French Alps, in Germany, in Japan, and in the territorial units bordering on the Great Lakes of the United States. Early in the European studies, Simony and Richter in the eastern Alps and Delebecque in the western Alps discovered, in addition to the gradient of the thermocline, a type of gradient now known as temperature inversion or dichothermy. This phenomenon of the growing season is characterized by lake waters, from a certain depth, increasing slightly in temperature toward the bottom instead of decreasing gradually or remaining at the same temperature, the normal condition in most lakes of moderate or great depths. Temperature inversion has been studied in five principal lakes of Kärnten, Austria — namely, Wör-

thersee, Weissensee, Millstättersee, Klopeinersee and Langsee (Halbfass, 1923; Findenegg, 1934); in the eastern Alps — Traunsee and Toplitzsee (Ruttner, 1933); in the Eifel region of the Prussian Rheinland — Ulmener Maar (Thienemann, 1914); in the Haute Savoie of the northwestern Alps — Lac de la Girotte; in the Swiss Alps — Ritomsee; and in Central Germany — Burgsee near Salungen (Dutchy of Sachsen-Meiningen) (Halbfass, 1923); in several lakes of Japan (Yoshimura, 1933), and in the United States (Eggleton, 1931; Juday, Birge and Meloche, 1935). We have reference here to major instances of dichothermy of inland lakes and not to the more numerous instances of slight temperature increases close to the water-mud interface in the deeper parts of certain lakes. Also, no mention is made of the conspicuous temperature inversion of the Black Sea, observed by Lebedintzeff in 1891 (Krummel, 1907) nor to the inversions in the Siebenbürgensche Salzseen (Transsylvania, Roumania), and the Norwegian Fjords, which have rather different origins from those of the lakes discussed here.

Despite the large number of lakes surveyed in the United States, we have been able to find direct record of only two showing dichothermy. The one in which this condition was first recorded is Green Lake, Kirkville, New York, observed by Eggleton (1931) during the summer of 1925. In a survey of over 500 lakes in Wisconsin, Juday and Birge found only one that showed dichothermy. This was Lake Mary observed in 1928 (Juday, Birge, and Meloche, 1935). Halbfass, (1913, p. 33) refers to a summer temperature inversion in Lake Michigan but the source of his information is not given.

The fact that dichothermy is an unusual phenomenon in natural lakes, that it occurs in lakes differing in respect to elevation, shape, water supply, density and chemical composition of the water layers, and also, that different types and degrees of temperature inversion exist, lends emphasis to the importance of inquiring into the causes of each instance of the phenomenon.

The complex physical, chemical and biological factors causing temperature inversion not only affect the water, but they modify the incidence of one another in the aquatic environment. This is a rather fundamental concept. Thienemann (1914, p. 315) phrases it in this way: "Jeder See ist ein Mikrokosmos, in dem alle Organismen untereinander und mit den physikalischen und chemischen Verhältnissen in engster Beziehung und Wechselwirkung stehen." There are at least two kinds of temperature inversion and, of course, varying degrees of each. One type is that restricted in magnitude to a temperature differential of a few tenths of a degree and present only a few feet above the bottom. A second type starts near the middle of the lake or at least many feet above bottom and may extend part way or all the way to the bottom. In this type the temperature increase may be a few

tenths of a degree or a few degrees depending on the lake and also on the season since dichothermy varies in extent with the season. Findenegg (1934) who studied temperature inversions in lakes of the eastern Alps points out that not infrequently the two kinds of inversion designated above are developed at the same time in one lake, and that on occasion it is difficult to distinguish between them.

The possible causes of temperature inversion most acceptable are: (1) the production of heat by decomposition in the heavily laden silt water near the bottom and in the sub-surface layers of mud; (2) heat of conduction from subsurface warm layers of soil; (3) addition of heat by inflowing, warm, subterranean ground waters rich in salts and hence sufficiently dense to maintain them at a bottom level.

The Eifelmaare studied by Thienemann (1913, 1914) are crater lakes possibly formed during a relatively late postglacial period ("forest time"). The lakes in Japan that show temperature inversion are of two principal types, crater lakes and those sufficiently near the coast to receive some relatively warm underground salt water that, because of its density, reaches the bottom of the lake (Yoshimura, 1933). Kirkville Green Lake, New York and Sodon Lake, Michigan, are ice block lakes that resemble each other in important aspects which will be mentioned later in this paper. Their dichothermal conditions are believed to be of entirely different origin from those in the lakes of Japan. They do resemble in important respects the temperature gradients of the deeper lakes of Kärnten which have been the subject of very intensive treatment by Findenegg (1934). He was able to show that these lakes do not undergo a complete overturn. Convection currents, through fall cooling of the surface waters and mixing of surface with sub-surface levels by wind action, reach on the average to a depth of only 40 meters. Hence, the deeper bottom strata remain relatively undisturbed throughout the year.

In review, it is clear that two or more physical and chemical factors, not uninfluenced by biological considerations, operate together with varying degrees of individual emphasis to permit the existence of dichothermy. But, in addition to this problem there is still the matter of the origin of the heat that is present in the bottom layers and which, in the case of some lakes, is still unaccounted for.

Topographical Conditions of the Area

Oakland County is situated in a glaciated region dotted with small lakes, ranging in area from about two square miles down to insignificant ponds. There are estimated to be over 450 lakes in Oakland County alone. It is in the morainal deposits of the Wisconsin Drift that Sodon Lake is situated (Bloomfield Township, Section 20; lat. $42^{\circ} 19'$, long. $83^{\circ} 17'$). Quoting from Stan-

ley (1936, p. 22) "in sinking a well on G. D. Pope's property [only a few hundred yards from Sodon Lake, on the Outer Defiance Moraine], Mr. Daniels drilled through a two foot log (guessed to be tamarack) at a depth of 150 feet. This well went to a depth of 363 feet without striking rock". From this and other well records, the depth of the glacial drift in the Cranbrook area is known to range from 130 to over 363 feet.

TABLE I.

The area and volume of water at several levels in Sodon Lake.
(Data based on a Lake Inventory map made by the Institute for Fisheries Research, Michigan Conservation Department.)

Depth in feet	A r e a		Stratum in feet	Volume of each stratum in cubic yards	Percen- tage of total volume	Under- lying volume in per- tage of total
	Square yards	Percen- tage of surface				
0	27,588	100	0—5	41,882	19.2	80.8
5	22,748	82.4	5—10	36,288	16.6	64.2
10	20,812	75.4	10—15	32,649	15.0	49.2
15	18,392	66.6	15—20	28,199	12.9	36.3
20	15,488	55.1	20—30	40,687	18.7	17.6
30	9,196	33.7	30—40	23,008	10.5	7.1
40	4,840	18.0	40—50	13,209	6.1	1.0
50	3,146	11.4	50—56	2,097	1.0	0.0
56			Total	218,019	100.0	

Sodon Lake is a pit, in the geologic sense, formed by the isolation of an ice block. Hillsides surround the lake, in large part minimizing the effect of wind action on the lake surface. The inlet and outlet, visible from the surface are, in effect, only small streams not over five or six feet in breadth at the lake border. From what is known of comparable glacial lakes, it is entirely possible that the lake is supplied and drained, to some extent at least, by the seepage of ground water. The likelihood of such inflow or outflow possesses a significant bearing on the interpretation of the temperature phenomena described in this paper. Hence, the origin, slope and composition of the deposits of the Outer Defiance moraine are of especial interest. Professor Stanley points out that the group of gravelly knolls in that part of the moraine near Sodon Lake has many of the characteristics of an esker. Little appears to be known of the fluvio-glacial material in this area or for that matter in Oakland County. Bingham (1945) has summarized the reports of the U. S. Soil Survey but the only information available seems to be that marl,

sand, gravel and some clay deposits occur in these morainal deposits.

Although as pointed out later, we have not been able to detect any signs of ground water inflow, our observations do not necessarily preclude such a possibility. According to Birge and Juday (1914), by far the greater portion of the many glacial lakes of Wisconsin are fed either by ground water or by relatively small affluents or by both. The effect of heavy rains is immediately reflected in the water level of the lake and in the amount of suspended material in the water washed in from the surrounding wooded hillsides, and the red maple-tamarack swamp that borders the shore. This accounts in part for the presence of fine silty ooze on the bottom of Sodon Lake; also the annual break-up and dissolution of the dense Chara mat that dominates the littoral zone outward to a depth of approximately 12 feet contributes its share to the accumulation of sediments rich in organic matter and in marl. Such depositions of organic matter constitute a highly significant phenomenon of the lake in relation to the heat gained and lost by the waters of the hypolimnion.

There is evidence of filling in the deeper as well as the more shallow waters of the lake. Between the water line on shore and the bases of the morainal slopes surrounding the lake, some peat has replaced the shallow waters in the dynamic process of lake succession and, in places, forms a superficial covering over what appears to be rather extensive marl deposits (compare Cain, 1948).

TABLE II.

Length of contours and area between contours in Sodon Lake.
(Data based on a Lake Inventory Map made by the Institute for Fisheries Research, Michigan Conservation Department.)

Depth in feet	Length of contour in feet	Stratum in feet	Area between contours in square yards	Percentage of total area between contours	Slope between contours in %
0	1836	0—5	4840	19.8	20.1
5	1673	5—10	1936	7.9	46.9
10	1600	10—15	2420	9.9	35.9
15	1527	15—20	2904	11.9	28.2
20	1425	20—30	6292	25.8	22.2
30	1098	30—40	4356	17.8	26.4
40	953	40—50	1694	6.9	52.9
50	662	Total	24,442	100.0	
56					

Morphometry of Sodon Lake

The physical characteristics of the basin of Sodon Lake determine certain thermal properties of its waters. The form and also the surface area of the lake is such as to minimize the action of wind on shore conditions and on surface-bottom water movements. The lake is not only well protected by surrounding wooded hillsides but it is circular in shape, and regular in outline, the shore development being 1.04. The maximum depth is about 58 feet while the surface area is only about 5.7 acres. The contour map (figure 1) shows that the basin of the lake has relatively steep sides with a shallow area in the upper littoral stratum. It is this area that is densely covered with *Chara* and the most productive part of the lake. Also, the animal life apart from the plankton is largely concentrated in this area and a short distance below it.

The volume of the lake is approximately 218 thousand cubic yards, 50 percent of which is below the 15-foot level. The area of the lake at the 15-foot contour is about 67 percent of the surface area while the area between the surface and 10-foot contour is 25 percent of the total area of the lake (tables I and II). The significance of the shore slope in relation to circulation in the lake is recognized. In the southwestern part of the lake, for example, there is a perpendicular drop of about 5 feet in a horizontal distance from shore of 12 feet. Between the 10 and 15-foot contours the distance is 9 feet; between the 20 and 30-foot isobaths it is around 12 or 13 feet, while the horizontal distance between the 30 and 40-foot contour is about 31 feet. Morphometric data on the lake are listed below.

Physiography and morphometry of Sodon Lake.

Maximum length	691 feet
Maximum length in a N-S direction . .	657 feet
Maximum width	505 feet
Maximum width in a E-W direction . .	500 feet
Maximum depth	58 feet
Mean depth*	23.7 feet
Surface area	27,588 square yards
Approximate elevation	900 feet
Length of shore line	1836 feet
Shore development	1.04
Mean slope of bottom*	27.8 percent
Volume	218,019 cu.yds.
Volume development*	1.22

*) Computed by means of method given by Juday (1914 pp. 122, 123).

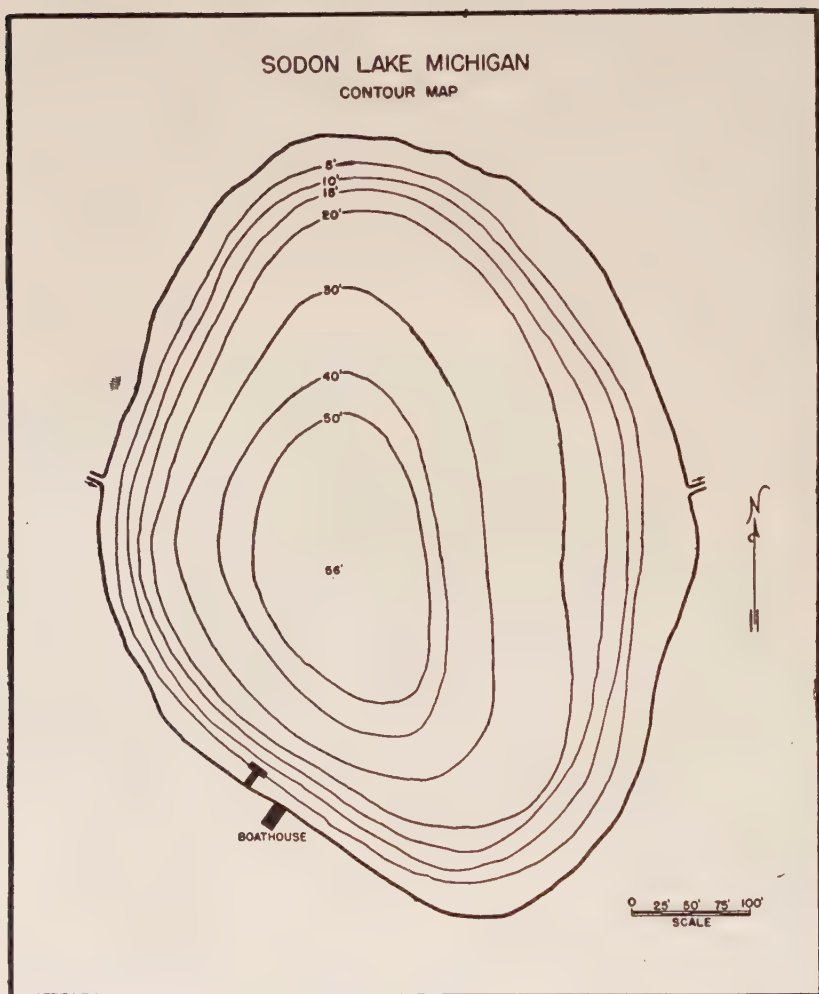


FIGURE 1. Inventory map of Sodon Lake, Oakland County, Michigan.
(Based on data provided by the Institute for Fisheries Research
of the Michigan Department of Conservation.)

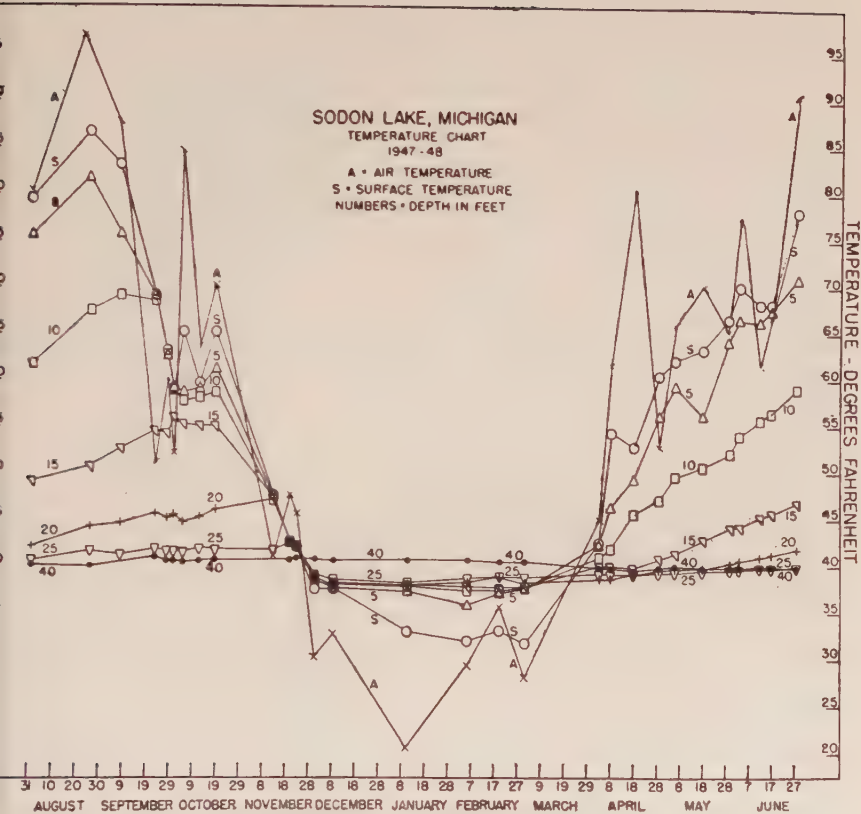


FIGURE 2. Showing air and water temperatures at different levels in Sodon Lake during the period July 31, 1947—June 28, 1948.

Seasonal temperatures

A study of temperatures of lake waters may properly include measurements of the amount of heat absorbed from solar radiation and from radiation by the bottom as well as that contributed by inflowing waters. It also involves an understanding of the amount of heat lost, its disposal in different directions by convection currents, and the thermal cycles at different sub-surface levels throughout the seasons.

In this work, attention is given principally to the temperature characteristics of the central waters of the lake during a period of about one year with cursory reference to pertinent information on temperatures of shore waters. The unusual character of the vertical thermal gradient of the hypolimnion lends emphasis to the value of a somewhat exhaustive treatment of the data, a definition of the several strata, and of the factors by which they are influenced.

For comparative purposes, limited observations were made on conditions in nearby Walnut Lake, an entirely different type of lake and one well suited for the study of biotic communities in water (Hankinson, 1908).

Summer temperatures of 1947.

Four principal characteristics have been revealed by an analysis of the summer temperature data. First, there appears to be almost no epilimnion, as this water layer is usually defined, during a large part of the open season. The surface temperature reading which indicates the temperature of the water surrounding the lower part of the bulb at a distance of from about 6 to 10 inches below the surface, often marks the beginning of the thermocline according to Birge's definition (Welch, 1935, p. 48). In 1948, the thermocline was established between April 3 and April 8, and on the latter date it reached to the surface (actual depth of 8 inches)* where the temperature was 54.4° F. The temperature of the surface inch of water, obtained by holding the thermometer bulb in a horizontal position and sufficiently deep to just cover it, was at this time 54.7° F. The air temperature was 61.7° F, there being a bright sun and considerable wind producing a rough surface. Thus, the layer occupies no more than five or six inches of surface water. On July 31st, 1947 the thermocline was within 20 inches of the actual lake surface, or one foot below what is designated here as the surface reading (figure 4). On one occasion the thermo-

*) The range of sensitivity of the bulb is about 4¼ inches from its lower end. Total length of bulb is 10¼ inches, surface reading equals submerged bulb reading, i.e. temperature between 5½ and 10¼ inches below the surface. Hence, a 20-foot reading is really the temperature at a depth of 20 feet 8 inches.

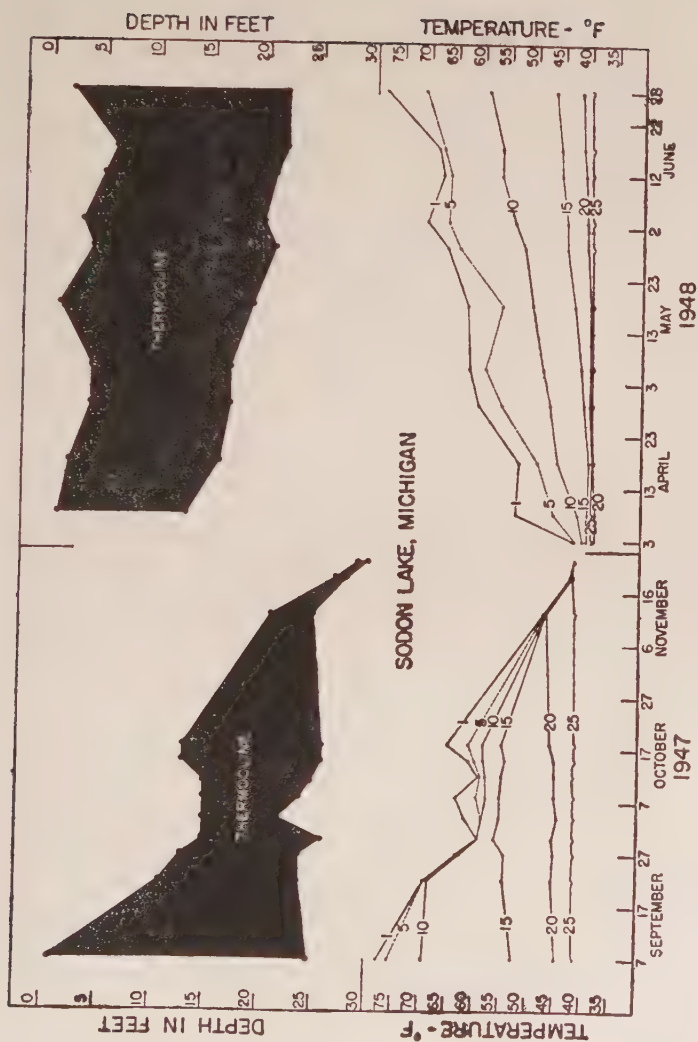


FIGURE 3. Showing temperatures leading up to the dissolution of the thermocline in 1947 and its formation in 1948.

cline was 5 feet below the surface reading, but this condition is believed to be of infrequent occurrence from May until early September.

On August 23rd temperatures were taken at seven stations across the lake and at each one the thermocline extended to the surface waters, the temperature reading being 86.6° F in the center of the lake and as high as 90° F in the shallow waters of the littoral area. At this time the air temperature was about 97° F and there was no wind.

Presence of the thermocline very near the surface implies a minimum amount of wind effect on the surface, or a high degree of thermal stratification giving great resistance to convection currents, or a combination of both. The depth to which surface temperature effects penetrate is shown in tables IV and VII. Temporary surface disturbances appear not to penetrate immediately below 4 or 5 feet although sustained cooling at the surface in September has been shown to lower the thermocline surface from 10 to 14 feet in 8 days.

During the period May 31—July 2, 1947, the surface temperature increased 17.6° F and that at 10 feet, 3.9° F. However, from July 2 to July 31st the temperature at the 10-foot level increased 8.2° F while the additional increase at the surface was only 2° F. The extent of these and accompanying variations is given in table VII. Also, there is listed an estimate of the gain in temperature at six different levels assuming a spring homogeneous temperature of 39.6° F. The relative stability of the intermediate water layers is also indicated in figures 2, 3 and 4. It is clear that Sodon Lake has insufficient exposure to wind action to develop a permanent, normal epilimnion layer during the late spring and summer seasons.

For comparative purposes temperatures of Walnut Lake waters, indicating a normal epilimnion, are shown in figure 4. Walnut Lake is situated in the southern half of Section 24 and the Northern half of Section 25, West Bloomfield Township about two miles southwest of Sodon Lake. Its elevation is 881 feet, its area is about 232 acres, and its maximum reported depth is about 101 feet. The shore line of Walnut Lake is approximately three and one quarter miles in length and quite irregular as compared with Sodon (Hankinson, 1908). Here, as in Sodon Lake, there may be an abrupt drop in temperature from the surface film to a depth of from 6 to 10 inches, but the depth of the epilimnion was found to be 12 feet on August 10, and 17 feet on September 3, 1947 (table IV).

A second feature of Sodon Lake is the vertical range of the thermocline and its gradual depression during the summer months. The width of the thermocline averaged about 20 feet during June, July and August of 1947 and the average drop in temperature per foot decrease in depth ranged from 1.6 to 2.2° F.

The bottom extremity of the thermocline in late May was about 16 feet while in early September it was about 24 feet and in November, 28 feet below the surface (table IV). On August 10, 1947, the bottom of the thermocline was at 35 feet in Walnut Lake and the temperature 47.2°F , five degrees higher than the bottom of the thermocline in Sodon Lake on August 23, 1947 (table IV). The surface temperatures in the centers of the two lakes do not appear to differ by more than one or two degrees Fahrenheit during the summer season.

The third and perhaps most significant aspect of the summer temperature study has been the existence of a temperature inversion within the hypolimnion referred to briefly by Newcombe and Slater (1948). In late May the lowest temperature in the lake was 39.6°F at depths of 28 and 29 feet. There was progressive thermal increase toward the bottom where the water was about 41°F . This phenomenon continued throughout the summer, but there was a progressive decrease in the temperature differential toward fall. The waters around a depth of 30 feet warmed up a few tenths of a degree. Surface mud readings of 41.2°F were consistently obtained. On a basis of the data it appears that bottom water temperatures of 40.8, 40.9 or possible 41.0 prevailed from late May 1947 until mid-winter, 1948. The consistency of the bottom being what it is renders difficult any effort to sound for the mud-water surface. When the bulb rests on the bottom the temperatures during the afore-mentioned period have been from 41.0 to 41.3°F . In the fall season, at depths of from 3 to 6 feet in the mud, temperatures as high as 41.6 prevail. Bottom water temperatures in Walnut Lake during the period August 10—October 5, 1947 were 43.8°F .

A fourth observation of interest is the apparent homogeneity of the temperatures at the same levels in different parts of the lake. One early September series gave exceptional results that are not readily explained. In the littoral area near the outer edge of the Chara mat and above the 14-foot contour, three vertical series at one foot intervals were taken in close succession. Due to a slight swinging movement of the boat the three series differed in position by perhaps 3 feet. In one series the vertical gradient down to 14 feet followed closely that above the 25-foot contour. However, the other two were quite different. Instead of getting temperatures of around 63°F at 12 feet, values as high as 72.2°F were obtained. We are unable to explain satisfactorily the cause of this abrupt change.

Fall and winter temperatures of 1947—48.

Principal points of interest in the water temperatures during the fall and winter seasons are: (1) the dissolution of the thermocline, and, (2) the stability of the different water layers.

Highest summer temperatures were reached during the period,

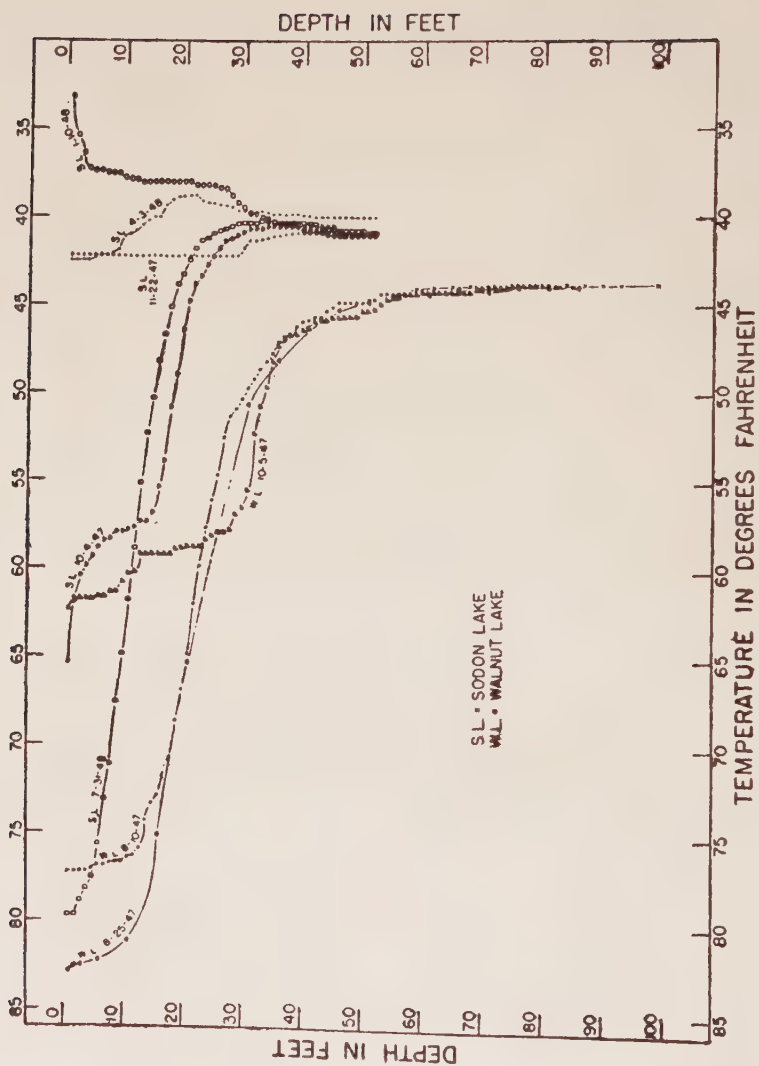


FIGURE 4. Comparison of temperature stratification in Sodon and Walnut Lakes.

August 23, 1947–September 7, 1947. The thermocline terminated very shortly after November 22, when a temperature of 42.2° F prevailed down to a depth of 28 feet (figures 3 and 4). The lowest temperature on this date was 40.9° F extending between depths of 37 and 44 feet. It is clear that the lake was at no time homothermous. On November 30, the temperature at 5 feet was 38.6° F, at 10 feet, 38.8° F, and at 30 feet 39.7° F, (figures 2, 3 and 4). About a week previous to this date the upper and lower limits of the thermocline practically converged at depths of 28 and 29 feet where the temperatures were 42.2 and 41.7° F, respectively. These levels mark the downward limits at which conspicuous signs of mixing with surface waters are evident (table IV).

During the period October 4–11 there was a decrease in temperature at the surface of 5.5° F but a gain at lower depths

TABLE III.

Work of wind and calories of wind distributed heat for Sodon Lake.

T_2 and T_1 refer to temperatures of the upper and lower levels of each stratum.

Depth in feet	Mean Temp. ° C		Reduced thickness of stratum R T cm.	Distance of stratum below surface Z cm.	Work done in warming stratum W g.cm.	RTx (T_2-T_1) H g.cal.	RTx (T_2-T_1) C cal.
	Max.	Min.					
0—5	28.2	1.9	139.0	76.2	39.61	3656	3364
5—10	23.7	2.9	119.8	228.6	60.25	2492	2360
10—15	14.3	3.0	107.9	381.0	31.65	1219	788
15—20	8.0	3.6	93.3	533.4	5.97	410	373
20—30	5.4	3.9	134.4	762.0	1.02	202	188
30—40	5.0	4.5	76.2	1066.8	0.81	38	76
40—50	4.8	4.8	43.9	1371.6	0.00	0	35
				Total	139.31	8017	7184

indicating that loss of surface temperature does not imply a corresponding loss of heat from the lake. Some heat goes below the surface levels to warm the underlying strata. As pointed out by Bigelow (1933, p. 85) in his classical work on water temperatures of the Atlantic coast of the United States "the fact that the autumnal cooling of the surface is accompanied by this vertical equalization shows how erroneous it would be to use the drop in surface temperature alone as a measure of the amount of heat lost meantime from the water to the air by back radiation".

In Walnut Lake the thermocline dropped from a level of 17 feet on September 3 to 28 feet on October 5. The upper limit

TABLE IV.

Temperature characteristics of Sodon and Walnut Lakes during the summer and fall seasons of 1947.

Depth is expressed in feet and temperature in ° F.

LAKES	DATE OF OB- SERVA- TION	D E P T H S				LIMITS OF THERMOCLINE				THICK- NESS OF THERMO- CLINE	AVE- RAGE DROP in TEMP. per foot	TEMPER- ATURE at 45'
		Surf.	5	10	20	upper		lower				
						depth.	temp.	depth.	temp.			
Sodon	July 31	79.6	75.6	61.8	42.4	1	79.6	21	41.8	20	1.9	40.7
"	Aug. 23	83.8	81.8	67.6	44.3	1	83.8	23	42.2	22	1.9	
"	Sept. 7	77.7	75.8	69.2	44.7	1	77.7	24	41.6	23	1.6	
"	Sept. 22	69.2	69.2	68.7	45.7	10	68.7	23	42.7	13	2.0	
"	Sept. 27	63.2	62.8	62.7	45.2	12	62.2	23	42.4	11	1.8	40.7
"	Sept. 30	59.3	59.3	59.3	45.5	14	58.7	25	41.7	11	1.5	40.7
"	Oct. 4	61.8	58.8	57.8	44.8	14	56.8	21	43.8	7	1.9	40.7
"	Oct. 8	63.7	59.8	58.0	45.2	14	56.2	23	42.7	9	1.5	40.7
"	Oct. 11	59.3	59.1	58.3	45.3	14	56.7	24	42.3	10	1.4	40.7
"	Oct. 15	61.2	60.3	58.6	45.3	12	57.4	25	41.8	13	1.2	40.7
"	Oct. 18	65.2	61.3	58.8	46.2	12	57.8	25	41.9	13	1.2	40.8
"	Nov. 12	47.7	47.6	47.3	47.2	20	47.2	24	42.3	4	1.2	40.8
"	Nov. 19	42.8	42.7	42.6	42.6	26	42.6	27	41.7	1	0.9	40.8
"	Nov. 22	42.2	42.2	42.2	42.2	28	42.2	29	41.7	1	0.5	41.0
Walnut	Aug. 10	77.2	76.8	76.4	64.8	12	75.9	35	47.2	23	1.2	44.8
"	Sept. 3	75.3	74.3	74.0	66.9	17	73.4	37	47.6	20	1.3	45.4
"	Oct. 5	62.3	61.6	60.3	58.7	28	56.9	36	46.8	8	1.3	45.6

of the hypolimnion was about the same, namely 35—37 feet, during the period August 10—October 5, 1947. No definite change could be detected in the bottom water and bottom mud temperatures which remained around 40.8 and 41.2° F, respectively. The number of degrees of decline in temperature at the various levels during the period August 23—November 22 is shown in table VII.

Comparing temperatures of Sodon and Walnut Lakes taken on October 4th and 5th, 1947, respectively, it is seen that these two bodies of water present a striking contrast in respect to thermal stratification. The extent of the loss and gain in heat under the ice is shown in table VII. Although covered with approximately 12 inches of ice and at times with considerable snow, sufficient solar radiation penetrated the surface layers to slightly raise the temperature in February and prior to the disappearance of the ice which was about the middle of March (table V). The data indicate that minimum temperatures occur during early February, the lowest sub-surface water temperature obtained at the levels indicated was 36.9° F. Subsequent records point to a slight increase while the lake was still covered with ice and snow. It is of interest, too, that at lower levels, temperatures similar to those obtained during the preceeding summer and fall periods continued until early April when the first suggestion of a slight cooling was found on April 3rd about 2 weeks following the melting of the ice.

Spring temperatures of 1948.

In this season interest centers on the time and rate at which the thermocline is established and the depth and rate at which the water layers are warmed by convection currents. These characteristics have been well shown by the data (figures 2, 3 and 4). The thermocline originated sometime during the period April 3—8 and by the latter date extended from the surface to a depth of 12 feet, the average drop in temperature per foot of increase in depth being 1.1° F. During spring and early summer the upper limit of the thermocline was usually within 3 feet of the surface and the lower limit increased from 12 feet in April to 21 feet by June 28th, when the mean drop in temperature per foot of depth had arisen to 1.8° F (table VI). It is shown in table VII that during the spring period the temperature at a 25-foot depth increased scarcely a single degree and at 20 feet the increase amounted to only about 3° F. The maximum increase was 35.8° F which, expectedly, occurred in the surface layer (fig. 4).

In table V, evidence is shown of a slight decrease in temperature having taken place at the lower depths during the period March 2 to April 3. Table VI shows that these decreases, however slight, were quite consistently reported during the period April 8—June 28. Bottom water temperature at the 50-foot level

average 40° F and bottom mud temperatures average about a tenth of one degree higher. There is also an indication of a slight increase in temperature with the progress of the season and significantly this increase is restricted to, or at least most evident at, the 50-foot level. As is pointed out later, these temperatures are slightly lower than those consistently obtained during the previous late spring and summer.

The Heat Budget of Sodon Lake

Following the procedure used by Professor E. A. Birge in 1916, it has been possible to estimate the calories of wind distributed heat for Sodon Lake and also the amount of work required expressed in gram centimeters per square centimeter of the surface of the lake. Birge (1916) used the symbol RT to mean reduced thickness, i.e. "the thickness of any given stratum expressed in centimeters if its area is made equal to that of the lake and its sides are vertical". In table III, the lake is considered in seven strata. Principal heat absorption takes place in the 0 to 15-foot level. Here, it amounts to about 7400 g.cal. out of a total for the entire lake of 8000 in round numbers, the work required being 139.3 g.cm. per square centimeter of the lake surface. The upper three strata embody about 50 percent of the volume of the lake (table 1). Thus, about 92% of the wind distributed heat is absorbed by the upper half of the water of the lake. Values for the annual heat budget and wind distributed heat obtained by use of the mean depth of the lake in the heat budget equation (Birge, 1915), are 6718 and 6537 calories, respectively. No attempt has been made to calculate how much heat passes from the water to the lake bottom during the season of increasing temperature (Birge, Juday and March, 1927).

Discussion

The results of this study provide rather specific records of temperature changes during close intervals of space and time in a dichothermic lake. As stated earlier, there are different types of dichothermic lakes and also various additional types of abnormal thermal stratification in lake waters. Yoshimura (1937) designates four of these types, namely, (1) lakes with water warmer than 4° C under a surface layer that is below 4° C, particularly under the ice cover; (2) mesothermy or thermal stratification with maximum temperature in the middle layer; (3) poikilothermy, a thermal stratification with one or more minimum and maximum temperatures in the middle layer; and (4) dichothermy, or thermal stratification with minimum temperatures in the middle layer, the condition encountered in Sodon Lake.

TABLE V.

Winter temperatures of Sodon Lake waters during 1947—48.
Depth expressed in feet and temperature in ° F.

Date	Air	D E P T H S									
		Sur- face	5	10	15	20	25	30	35	40	50
Nov. 30	30.3	37.6	38.6	38.8	38.8	38.8	39.1	39.7	40.9	40.8	41.0
Dec. 8	32.8	37.7	37.8	38.0	38.2	38.3	38.6	39.6	40.7	40.7	41.0
Jan. 10	20.7	33.1	37.3	37.8	38.0	38.0	38.3	39.7	40.3	40.8	41.0
Feb. 5	29.4	32.0	36.9	37.4	37.9	38.4	38.7	39.4	40.0	40.7	40.7
Mar. 19	35.7	33.2	37.1	37.4	37.7	38.9	38.9	39.5	40.2	40.5	40.7
Apr. 2	28.1		37.6	37.7	37.7	38.3	38.8	39.4	40.0	40.5	40.5
May 31	45.0	42.4	42.2	40.9	40.0	38.7	39.3	39.6	39.8	39.9	40.0

Of the several types of dichothermic lakes that have been studied in the past, probably Kirkville Green Lake in New York bears the closest resemblance from physical and chemical standpoints. A discussion of important ecological aspects of the lake habitat is reserved for a subsequent publication in this series of studies on Sodon Lake (Newcombe and Slater, 1950, Newcombe, 1949). At present, we shall consider only the thermal characteristics which have been indicated by observations recorded to the date of this writing.

Surface temperatures.

The annual trend of surface temperatures shown in figure 2 indicates the absence of a normal epilimnion of the type that exists in nearby Walnut Lake (figure 4 and table IV). Whereas a fairly permanent epilimnion occupying from about 20 to 37 percent of the total volume of the lake and reaching to a depth of ten or twenty feet is regarded as normal, Sodon Lake is much of the time without any. The maximum surface off-shore reading obtained for 1947 was 83.8° F. This record was taken on August 23, near the time of maximum water temperature. During the period September 27—October 18, surface temperatures continued at about the same level then dropped abruptly in November until a homothermous condition to a depth of 26 feet was found on November 22, about the time of the complete disappearance of the thermocline. Surface temperatures at Sodon and Walnut Lakes were found to be quite similar during the summer and early fall seasons.

TABLE VI.
Showing the development of the thermocline during 1948. Depth is
expressed in feet and temperature in ° F.

Date	Air temp.	D e p t h				Limits of Thermocline			Thickness of Thermocline	Average drop in temp/ft.	D e p t h s		
		Surf.	5	10	20	Upper		Lower			35	50	Bottom mud
						Depth	Temp.						
April 8	61.7	54.4	46.3	41.8	38.7	surf.	54.4	12	40.8	1.1	39.7	39.8	40.2
April 18	80.5	52.8	49.4	45.6	39.1	1	52.8	15	39.8	0.9	39.6	39.7	39.9
April 29	53.3	60.5	56.2	47.1	39.6	3	60.5	16	40.4	1.5	39.8	39.9	40.2
May 6	65.1	62.2	59.3	48.6	39.7	3	61.9	16	40.8	1.6	39.7	40.0	40.0
May 18	70.2	63.3	56.2	50.7	39.8	surf.	63.3	18	40.3	1.4	39.7	40.0	40.1
May 29	65.3	66.6	64.2	52.2	40.4	3	69.9	20	40.4	1.7	39.7	39.9	40.1
Jun. 3	77.6	71.7	66.6	54.0	40.7	2	66.6	19	41.2	1.7	39.7	40.0	40.1
Jun. 12	61.7	68.3	66.3	55.7	41.0	4	67.3	20	41.0	1.6	39.8	40.1	40.1
Jun. 17	66.8	68.3	67.7	56.5	41.3	5	67.7	21	40.8	1.7	39.8	40.2	40.2
Jun. 28	90.6	78.2	71.0	59.2	41.8	1	78.2	21	41.2	1.8	39.9	40.2	40.2

Winter temperatures at the surface of Sodon Lake were of course close to 32° F. In the February series the surface reading was 33.2° F, that at one foot, 33.8° F and at 2 feet it was 33.5° F. However, below this depth, it gradually increased to 37.7 at 15 feet and 38.9 at 20 feet. From March 2 to April 3, 1948 surface temperatures increased from about 34 to 42.4° F, and within another week they had increased to 54.4° F.

The surface readings were found on occasion to be reasonably homogeneous to as deep as 4 or 5 feet below the surface during summer. Apparently, this represents somewhere near the limit of mixing by normal wind conditions. The gradient of the thermocline shown in figure 4 suggests a reasonably high thermal stability. This, coupled with the protection afforded by a surrounding wooded hillside, accounts for the existence of the thermocline at and near the surface throughout the spring and summer months. Of course, many lakes have a more highly stratified thermocline. For example, Ruttner (1933) reports for a one meter depth interval, temperature differences as high as 3.4° C for Mondsee and 3.0° C for Altaussersee. In the latter lake he found a difference of 2.0° between 8.0 and 8.5 meters and in the former, a differential of 2.5° C between depths of 13.25 and 13.50 meters. There appears to be no set rule regarding factors determining the stability of the surface layers, and, hence, their susceptibility to wind action. Tropical lakes are known to show a fairly definite dependency of stratification upon surface area but in temperate lakes no generalization is possible. Ruttner (1933) made a comparative study of Mondsee, Wolfgangsee, Grundlsee, Fuschlsee and Altaussersee, medium large and large lakes, situated in the Eastern Alps, and obtained fairly similar temperature curves without relation to size differences of the lakes. He concludes that in the particular climate of the Alps, the influence of surface area on the temperature curve becomes blurred by other factors, especially wind action.

The maximum depth of mixing in summer was found to be about 5 feet which involves about 20 percent of the total volume of the lake. Frequently, the thermocline reached vertically to almost the surface film. Table III shows the work done in warming the several strata which gives an idea of the stability of stratification. Ruttner (1933) correlates vertical variation in the degree of stability with the depth of the thermocline. Our data show that the average temperature drop per foot in the thermocline is about 1.9° F during July and August and about 1.4° F in October, when the thermocline is being dissolved. Schmidt (1934) differentiated between the lakes of Kärnten and of the Salzkammergut on a basis of the former having not only higher surface temperatures but also a thicker epilimnion. Findenegg (1935) confirmed this observation and attributed the dissimilarity to the fact that the lakes of Kärnten have considerable

TABLE VII.

Showing variation in the extent of temperature change as affected by depth during different intervals of period May 31, 1947—June 28, 1948.

Temperature is expressed in °F and depth in feet.

P E R I O D S	Temperature Changes at 6 levels					
	0	5	10	15	20	25
Assumed spring "homothermous" temperature	39.6	39.6	39.6	39.6	39.6	39.6
May 31 temperatures	60.0	56.3	49.7	42.8	40.2	39.8
May 31—June 24, 1947	+15.0	+12.1	+ 3.1	+ 1.2	+ 0.8	+ 0.5
June 24—July 2	+ 2.6	+ 7.1	+ 0.8	+ 0.6	+ 0.2	— 0.2
July 2—July 31	+ 2.0	+ 0.1	+ 8.2	+ 3.6	+ 1.2	+ 0.6
July 31—Aug. 23, 1947	+ 7.0	+ 6.2	+ 5.8	+ 3.6	+ 1.9	+ 1.0
Total increase in temperature from "homothermous" period to Aug. 23	47.0	42.2	28.0	12.2	4.7	2.1
Aug. 23—Sept. 22, 1947	—17.4	—12.6	+ 1.1	+ 2.9	+ 1.4	+ 0.2
Sept. 22—Sept. 27	— 5.9	— 6.4	— 6.0	— 0.3	— 0.5	— 0.2
Sept. 27—Sept. 30	— 4.0	— 3.5	— 3.4	+ 1.7	+ 0.3	0
Sept. 30—Oct. 4	+ 6.0	— 0.5	— 1.5	— 0.8	— 0.7	0
Oct. 4—Oct. 11	— 5.5	+ 0.3	+ 0.5	— 0.1	+ 0.5	+ 0.3
Oct. 11—Oct. 18	+ 5.6	+ 2.2	+ 0.5	0	+ 0.9	— 0.3
Oct. 18—Nov. 12	—17.7	—13.7	—11.5	— 7.9	+ 1.0	— 0.1
Nov. 12—Nov. 22, 1947	— 5.5	— 5.4	— 5.1	— 5.1	— 5.0	+ 0.4
Total loss in temperature during Aug. 23—Nov. 22	—44.4	—39.6	—25.4	— 9.6	— 2.1	+ 0.5
November 30 temperatures	37.6	38.6	38.8	38.8	38.8	39.3
Nov. 30—Dec. 8, 1947	+ 0.1	— 0.8	— 0.8	— 0.6	— 0.4	— 0.4
Dec. 8—Jan. 10, 1948	— 4.6	— 0.5	— 0.2	— 0.2	— 0.4	— 0.4
Jan. 10—Feb. 5	— 1.1	— 0.4	— 0.4	— 0.1	+ 0.4	+ 0.4
Feb. 5—Feb. 19	+ 1.2	+ 0.2	0	— 0.2	+ 0.5	+ 0.2
Feb. 19—March 2, 1948	—	+ 0.5	+ 0.3	0	— 0.6	— 0.3
March 2 temperatures	—	37.6	37.7	37.7	38.3	38.3
April 3 temperatures	42.4	42.2	40.9	40.0	38.7	39.3
Apr. 3—Apr. 8, 1948	+12.0	+ 4.1	+ 0.9	0	0	0
Apr. 8—Apr. 18	— 1.6	+ 3.1	+ 3.8	— 0.2	+ 0.4	— 0.3
Apr. 18—Apr. 29	+ 7.7	+ 6.8	+ 1.5	+ 1.1	+ 0.5	+ 0.3
Apr. 29—May 6	+ 1.7	+ 3.1	+ 1.5	+ 0.5	+ 0.1	0
May 6—May 18	+ 1.1	— 3.1	+ 2.1	+ 1.4	+ 0.1	+ 0.2
May 18—May 29	+ 3.3	+ 8.0	+ 1.5	+ 1.4	+ 0.6	0
May 29—June 3	+ 5.1	+ 2.4	+ 1.8	+ 0.1	+ 0.3	+ 0.3
June 3—June 12	— 3.4	— 0.3	+ 1.7	+ 1.0	+ 0.3	+ 0.3
June 12—June 17	0	+ 1.4	+ 0.8	+ 0.4	+ 0.3	0
June 17—June 28, 1948	+ 9.9	+ 3.3	+ 2.7	+ 1.2	+ 0.5	+ 0.3
Total gain in temperature during April 3—June 28	35.8	28.8	18.3	6.9	3.1	0.7

breezes when solar radiation is highest, thus producing a downward penetration of the warmed surface layers. Contrariwise, this same warm period in the Austrian Northern Alps is characterized by complete calmness, resulting in a definite thermal stratification near the surface. It seems evident, then, that lack of exposure to continuous winds in a prevailing direction is largely responsible for the reduction of the vertical extent of the epilimnion during the summer months.

Bottom temperatures.

All the data on bottom temperatures are deficient in that a way was not found for indicating the level of the mud-water interface and hence the temperatures at that particular location. The bottom of the deeper parts of the lake is covered with a soft muck incapable of supporting the thermometer bulb. On a basis of the fairly uniform character of the data, there seems little doubt that the deeper, bottom water temperature of the lake was about 40.8° F during the period from late spring of 1947 to March of 1948, (table IV and V). The bottom water temperature of Walnut Lake was about 43.8° F during late summer and early fall. This was the lowest temperature in the lake and, furthermore, it occurred at a greater depth than the bottom of Sodon Lake where the temperature was lower, namely 40.8° F instead of higher as might be expected.

The temperature of the surface mud at a depth in the bottom penetrated by the unweighted bulb was found to be about 41.2° F up until March, 1948. However, the spring series, taken at frequent intervals from April 3 to June 28, 1948, indicates the likelihood of a slight lowering of the bottom water temperatures from about 40.9 to 39.7° F and the bottom mud temperatures from 41.2 to 40.2° F during late winter suggesting the possibility of the spring overturn reaching to the bottom. It is quite definite that on March 2, 1948 bottom water and bottom mud temperatures of 40.9 and 41.2° F, respectively, were obtained whereas all subsequent readings were uniformly lower (table VIII). During the spring season, there was evidence of a slight but gradual increase in these temperatures. In any case they are significantly lower than the corresponding values obtained during 1947. In review, there is definite evidence of a gradual increase in temperature from the middle of the lake to the bottom, of possibly higher temperatures in the bottom layers close to the mud than several feet above the mud, and of surface mud temperatures in the bottom waters higher than the temperatures of the bottom waters, and lastly, of higher temperatures during the fall of 1947 at depths of 5 or 6 feet in the bottom mud than near the surface of the bottom layers of mud. Unfortunately, there is little concrete observational or experimental data to explain the

TABLE VIII

Temperatures in ° F taken at intervals of one foot in Sodon Lake during 1948. A Foxboro resistance thermometer was used.

Date: March 2 April 3
 Time: 11.30 A.M. 12.00 A.M.
 Surface: 12 inch. ice cover Ruffled by considerable wind
 Air Temp.: 28° F 45° F

Depth*)	March 2 Temperature	April 3 Temperature	Depth	April 3 Temperature	March 2 Temperature
0—1	31.8	42.4	30	39.4	39.6
1—2	34.2	42.4	31	39.4	39.6
2	36.2	42.4	32	39.4	39.6
3	37.3	42.4	33	39.6	39.7
4	37.4	42.3	34	39.9	39.8
5	37.6	42.2	35	40.0	39.8
6	37.6	42.2	36	40.1	39.8
7	37.6	42.2	37	40.3	39.8
8	37.6	41.8	38	40.5	39.8
9	37.7	41.2	39	40.5	39.9
10	37.7	40.9	40	40.5	39.9
11	37.7	40.7	41	40.5	40.0
12	37.7	40.4	42	40.5	40.0
13	37.7	40.2	43	40.5	40.0
14	37.7	40.0	44	40.5	40.0
15	37.7	40.0	45	40.5	40.0
16	37.7	39.6	46	40.5	40.0
17	37.8	39.3	47	40.5	40.0
18	38.2	38.8	48	40.5	40.0
19	38.3	38.8	49	40.5	40.0
20	38.3	38.7	50	40.5	40.0
21	38.3	38.7	51	40.7	40.0
22	38.3	39.1	52	40.7	40.0
23	38.7	39.2	53	40.7	40.0
24	38.8	39.2	54	40.9	40.0
25	38.8	39.3	55	40.9	40.0 bottom
26	39.0	39.3	56	40.9 bottom	40.3
27	39.3	39.4	57	41.2	40.3
28	39.4	39.6			

*) For nearest possible depth below surface add 8 inches to all readings.

origin or distribution of the heat of the deeper layers. There are certain possibilities, however.

Hypolimnion temperatures higher at the bottom than at the upper levels of this major stratum have been observed in four alpine lakes, namely — Krottensee, Toplitzsee, Hallstättersee and Traunsee. The increase is slightly over a tenth of a degree

Centigrade as reported by Ruttner (1933) and additional instances are given by Halbfass (1923). A more conspicuous illustration is the Ulmener Maar studied by Thienemann (1913, 1914) and Kirkville Green Lake in New York State observed by Eggleton (1931). In the former, the temperature increase from 16 to 20 meters amounted to 2.0° C. In the latter lake, the temperature increase between 16 and 59 meters was from 4.6° C to 8.1° C on June 26, 1925. The increment varies greatly with the season. Halbfass (1913, p. 31) refers to the following temperatures taken in Lake Michigan on August 11, 1911: depth 75 m.: 7.8° ; 90 m.: 7.2° ; 120 m.: 8.9° ; 150 m.: 8.4° ; and 180 m.: 8.9° . The source of these records is not indicated.

Referring to the stability of the bottom temperatures throughout the year, figures 2 and 3 indicate the monotony of thermal conditions below 25 feet. Findenegg (1935) presents temperature data for several Kärntner lakes including Wörthersee, Millstättersee and Klopeinersee. In these lakes the depth at which there practically ceases to be thermal variation is not the same for all. Findenegg attributes these differences to the varying influence of winds on the water masses. He points out that wind influence depends on exposure of the lake to winds, on the absolute surface area and on the ratio between surface area and lake volume. It is noticeable in Sodon Lake that while on windy days the surface of the lake is definitely disturbed, the direction of the wind varies constantly. Were it to have the same degree of intensity and mainly in one particular direction for a prolonged period, more effective convection currents would doubtless be set in motion. The surface area of Sodon is only 5.7 acres and the volume is 218,019 cubic yards. Thus, its physical features are such as to minimize the influence of winds on vertical water movements resulting, it is believed, in an incomplete overturn.

We have considered the extent and means of penetration of heat from the surface to the hypolimnion layers. There remains the question of certain additional sources of heat. They are three in number: (1) exothermic processes of decomposition of organic substances with and without the aid of bacteria; (2) transfer of heat in the earth basin to the nearby water layers; and (3) addition of underground waters possessing a relatively high temperature. While we have observed no indication of subterranean affluents there is no reason to assume they are non-existent. As is pointed out in the next section, there are reasons for believing that other factors could account for existing conditions without assuming the existence of subterranean springs or streams.

Intermediate water layers considered in relation to dichothermy.

The intermediate strata between surface and bottom waters comprise first, the thermocline, extending from near the sur-

face to depths ranging from 12 feet within less than a week after its formation to 28 feet near the time of its complete disappearance, and, second, the upper reaches of the hypolimnion. Tables IV and VI and figures 3 and 4 show the thermal characteristics of the intermediate layers.

When the thermal strata were first observed in the late spring of 1947, we were unable to account for the presence of intermediate water layers at around 25 to 30 feet which were colder than the waters both above and below them. It seemed that *ceteris paribus*, water of higher density remained on water of lower density. There could only be one explanation and that was the presence of bottom waters of sufficiently high density to at least compensate for the increase in density resulting from the extent to which the temperature of the intermediate layers was exceeded by that of the deeper strata, namely, amounts of to around 1° F. Since the weight of water increases extremely little due to such small temperature decreases, only relatively small increases in salt content accompanying increase in depth needed to be assumed. This assumption was verified by comparative density measurements. By following changes in the vertical thermal gradient throughout the remainder of 1947, it was found that the intermediate and colder water layers gradually increased in temperature but by fall the bottom layers were still a few tenths of a degree warmer than the superimposed strata. This sequence has been repeated in the observation for the spring period of 1948. There is an important difference, however. Whereas in the fall of 1947, there was definite evidence of an incomplete overturn and of convection currents not penetrating perceptibly below about 30 or 35 feet, during the following spring (March 20 to April 3) the overturn was more complete and there is some evidence that its effect may have reached the bottom. The basis for this assumption is the drop in bottom water temperature from 40.9° F on March 2nd to 40.0° F on April 3rd, and also a decline in the bottom mud temperature from 41.2 to around 40.3° F during the same period. However, were a definite overturn to reach the bottom we might expect a homothermous condition for a considerable period in the hypolimnion stratum. But, within 12 to 15 days following the disappearance of the ice, the temperatures at depths of 30, 35, 40 and 50 feet were 39.6, 39.8, 39.9 and 40.0° F, respectively. There was a reduced but still significant temperature inversion (table VIII).

Since the bottom temperature records previous to March 2nd resembled those of that date and because those taken at approximately 10 day intervals thereafter during spring resembled those of April 3rd, we are assuming that the temperature readings of these days represent quite significant differences even though they are small. It is seen in table VIII that the

effect of the overturn was to raise the temperature progressively less down to the depth of about 34 feet at which level temperatures on the two dates are the same within the limit of experimental error of readings taken in different series. Below this level the effect was to lower the temperature progressively. By May 4th the temperature at 27 feet was about the same as it was on April 3rd and on March 2nd as well. If a complete overturn occurred during March 20—April 3, it was seemingly not dynamic enough to produce a homothermous condition from surface to bottom. The presence of a uniform surface-bottom temperature could scarcely lead to the gradient found on April 3rd. This would require the presence of a density stratification which of course could form rapidly. However, it seems unlikely that any known source of heat could be sufficient to raise the temperature of the bottom waters the amounts required to account for the April 3rd gradient. We may therefore conclude tentatively that the overturn was incomplete but that it may have been effective to the bottom.

Halbfass (1923) refers to *one type* of inversion confined to the stratum immediately above the bottom in the deeper parts of a lake. We have obtained evidence of this but to a very limited extent, namely one or two tenths of a degree Fahrenheit. Richter (1895) demonstrated this phenomenon in Wörthersee and Millstättersee among other lakes but at times it was not present. Likewise, Findenegg (1934) reported it for these and other lakes. He points out significantly that it only occurred in parts of these lakes and interestingly was not always most obvious in the deepest parts of the lake. On a basis of carefully planned experimental data, Findenegg was able to recognize this particular kind of inversion to be the result of a biochemical stratification at the water mud contact reaching measurable extent only in the deeper holes of the bottom. It would seem most reasonable that this explanation also applies to Sodon Lake.

In regard to the *second type* of inversion with which we are primarily concerned in Sodon Lake, there is present a combination of factors that militate against complete surface-bottom mixing. The deeper layers have been demonstrated to retain approximately the same temperatures throughout the year. The bottom temperatures of around 40° F are so close to the temperature of maximum density of water that their maintenance in winter is readily understandable. Their stability is slight but while covered with ice there is a minimum of disturbance. There is during winter as in summer temperature inversion from the middle layers to the bottom, possibly on account of the slightly greater density of the bottom layers. In the spring a rapid warming up of surface layers with accompanying stratification takes place that tends to minimize the penetration of convection currents. In some of the alpine lakes the mixing of increasingly

warmer surface layers with colder intermediate and sometimes bottom layers results in the gradual disappearance of the latter. In dichothermic lakes, the cold intermediate layers are dissipated usually by early summer but in some, such as Klopeinensee, they may maintain their identity until late summer or even the fall period. This condition happened during 1947 in Sodon Lake, but it does not explain, however, the presence of such warm water at the bottom. The spring overturn of 1948, as pointed out above, may or may not have reached the bottom. In either case the effect, if indeed there was a significant penetration to the bottom layers, was to lower not raise the bottom temperatures. The intermediate cold strata mix with the recently warmed up layers above and also with the older, warm strata below. Apparently, in Sodon Lake, there was not enough downward mixing to more than reduce the hypolimnion inversion and lower its temperature less than one degree Fahrenheit (table VIII). With the advance of spring pronounced thermal stratification of surface layers so characteristic of this lake, strongly isolates the subterranean layers. Hence, the increases that apparently take place at these depths must have an internal source. It appears then that we have in spring, summer and fall a body of cold water that constitutes a *winter remnant*. Also, there is evidence that heat is provided to the bottom waters from the soil or from subterranean affluents or from biochemical processes of decomposition taking place under what may be permanent conditions of stagnation.

It has been pointed out that the littoral area of Sodon Lake is relatively even being characterized by its smoothness and absence of any prominences or conspicuous irregularities. There are no well-defined troughs at the inlet or the outlet. There is known to be at least one nearby spring that contributes some water to the lake. However, numerous temperature records have so far failed to reveal the presence of any intrusions of colder or warmer waters at sub-surface levels. One would expect tongues of high or low temperatures to show up readily. Since our attention has been focused mainly on the central waters of the lake, it is quite possible that indications of submarine affluents have been overlooked.

Of course there may be considerable movements of the deepest bottom water taking place continuously since Alsterberg has demonstrated the presence of water movements in the hypolimnion at times of stable stratification. These movements were found to be the result of differences in density, such as occur at the water-mud interface, causing heavier waters to drain to the lower depressions of the bottom. It is in these recesses that intense biochemical activity is postulated. At Sodon Lake, the high organic content of the layers just above the bottom has been measured with the spectrophotometer and in fact is visible

to the unaided eye. It is also indicated by the high concentrations of hydrogen sulphide present. The existence of microstratification of different kinds in lake waters has been clearly demonstrated by the work of Whitney (1938).

In describing the condition in Kirkville Green Lake, Eggleton (1931) states "It may even be possible that complete circulation is wholly absent." Our observations on Sodon Lake strongly support this contention since many of the physical and chemical conditions in Sodon apply to Green Lake and differ only in degrees of intensity. The latter lake is about 180 feet deep with a relatively small area, hence the extent of chemical and thermal stratification is much more pronounced. Poverty of life at the lower depth, abundance of bacteria and high content of hydrogen sulphide are characteristics possessed in striking degrees by both lakes. In this connection Professor Eggleton writes "So far as macroscopic benthic animals are concerned, by far the larger part of the lake floor was absolutely barren."

Summary and Conclusions

This paper presents a description of the third American lake in which dichothermy has been reported. The pertinent temperature characteristics are designated and their probable relation to existing morphometric and hydrologic conditions is analysed and discussed. The more significant findings reported are:

1. Sodon Lake, a small pit or ice block basin surrounded with wooded hillsides covering morainal deposits, has a surface area of only 5.7 acres, a maximum depth of about 58 feet and a volume of 218 thousand cubic yards.

2. The volume of water under the 15-foot level is approximately 50 percent of the total for the lake whereas about 18 percent is below the 30-foot level.

3. Offshore to the 10-foot isobath the littoral zone is covered with a thick mat of *Chara* representing an area at least 7000 square yards or about 30 percent of the entire surface area of the lake.

4. The mean slope of the bottom is 27.8 percent, the steepest slope being between the 5 and 10-foot contours and the 40 and 50-foot contours.

5. The annual heat budget of the lake is around 8,000 gram calories and the work done in warming the lake is 139 gram centimeters per square centimeter of the lake surface. Nearly half of this amount is required to warm the 5 to 10 foot stratum.

6. Until fall there is virtually no normal epilimnion, the thermocline extending usually to within one, two or three feet of the surface.

7. In 1947, the thermocline completely disappeared within a day or so after November 22nd when it was one foot in thickness and its upper limit was at a depth of 28 feet.

8. During the summer of 1947, the thermocline extended from near the surface to about 22 feet while at nearby Walnut Lake it ranged from 12 to 35 feet (August 10th).

9. A temperature inversion existed in the hypolimnion during 1947 and 1948. The presence of two types of inversion is reported. The first type observed occasionally in 1947 is restricted to the water strata nearest to the bottom and characterized by an increase of one or two tenths of a degree Fahrenheit. This increase is attributed to biochemical processes of decomposition.

10. Temperature inversion of the second type was continuously observed during 1947 and throughout the spring of 1948. The presence of a cold band of water occupying intermediate layers was recognized in the spring of 1947. This stratum warmed up slightly during the summer but still retaining its identity in the fall. The extent of the inversion in May was about 1.5° F whereas in September it was only about 0.2° F.

11. In 1948, the thermocline was established during the period April 3—8 and on the latter date extended from near the surface to a depth of 12 feet. During spring and early summer the upper limit of the thermocline was usually within 3 feet or less of the surface while the lower limit dropped from 12 feet in April to 21 feet by late June, when the mean drop in temperature was 1.8° F per foot.

12. Temperature inversion was again observed in 1948 but the increase toward the bottom was not as great as in 1947. Bottom water temperatures in 1947 and 1948 were 40.8 and 40.0° F, respectively, while bottom mud temperatures were 41.2 and 40.2° F respectively. No satisfactory explanation can be offered for the differences.

13. The presence of a definite temperature inversion in Sodon Lake is explained by the natural protection against wind action afforded by the wooded morainal slopes that in large measure surround the lake, by the relatively small surface area and uniformity of the basin in relation to its considerable depth, and by the presence of bottom waters having a slightly greater density than the intermediate layers. Some heat is doubtless contributed to the bottom water layers by biochemical processes and possibly by the sub-surface soil layers of the lake basin which have been demonstrated to be warmer than the surface mud layer at least during the fall season.

14. The presence of an incomplete turnover during the fall of 1947 has been established. There is some doubt as to the exact nature of the overturn of the following spring. Evidence favors the belief that this turnover was likewise incomplete but certain minor influences are believed to have been reflected in the character of the bottom water temperatures at this time.

15. Sodon Lake is highly stratified in respect to physical, chemical and also biological conditions. Possessing a high degree

of stability accompanied by natural protection against surface water disturbance, its waters are seemingly exceeded among American Lakes only by those of Kirkville Green Lake, in respect to their unusual thermal properties.

Literature cited

- BIGELOW, Henry B. 1933. Studies of the water on the Continental Shelf, Cape Cod to Chesapeake Bay. I. The Cycle of Temperature. *Pap. i. Phys. Oceanogr. & Meteor.*, Vol. II, No. 4: 1—135.
- BINGHAM, Marjorie T. 1945. The Flora of Oakland County, Michigan. A Study in Physiographic Plant Ecology. *Cranbrook Inst. of Sc.*, Bull. No. 22, pp. 1-155.
- BIRGE, Edward A., and JUDAY, Chancey. 1911. The Inland Lakes of Wisconsin. The Dissolved Gases of the Water and their Biological Significance. *Wisc. Geol. & Nat. Hist. Surv.*, Bull. No. XXII, Sci. Ser. No. 7: 1-259.
- BIRGE, Edward A., and JUDAY, Chancey. 1914. The Inland Lakes of Wisconsin. *Wisc. Geol. & Nat. Hist. Surv.*, Bull. No. XXVII, Sci. Ser. No. 9: 1-137.
- BIRGE, Edward A. 1915. The Heat Budget of American and European Lakes. *Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts & Lets.*, Vol. XVIII, Part. I: 166-213.
- BIRGE, Edward A. 1916. The Work of the Wind in Warming a Lake. *Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts & Lets.*, Vol. XVIII, Part II: 341-392.
- BIRGE, Edward A., JUDAY, Chancey, and MARCH, H. W. 1937. The Temperature of the Bottom Deposits of Lake Mendota. A Chapter on the Heat Exchange of the Lake. *Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts & Lets.*, Vol. XXIII: 187-231.
- CAIN, Stanley A. 1948. Palynological Studies at Sodon Lake: I. Size-frequency Study of Fossil Spruce Pollen. *Science*, Vol. 108, No. 2796: 115-117.
- FINDENEGG, Ingo. 1934. Die Entstehung sommerlicher Temperatur-inversionen in Ostalpenseen. *Bioklimat. Beibl. d. Meteor. Zeitschr.*, Heft 1: 160-165.
- FINDENEGG, Ingo. 1935. Limnologische Untersuchungen im Kärtner Seengebiete. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushaltes in Alpenseen. *Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. & Hydrogr.*, Bd. 32, Heft 6: 369-423.
- GALTSHOFF, Paul S. 1912. Zur Kenntnis der Biologischen Faktoren der Binnengewässer: Beobachtungen über die Temperatur und den Sauerstoffprozentgehalt im Wasser des Weissen Sees in Kossino bei Moskau. *Biolog. Centralbl.* Vol. 32: 325-336.
- HALBFASS, W. 1913. Der gegenwärtige Stand der Seenforschung. (III. Die Thermik der Seen.) *Abderhalden, Fortschritte d. naturwiss. Forsch.* 1913, Bd. 9: 1-54.
- HALBFASS, W. 1923. Grundzüge einer vergleichenden Seenkunde. *Berlin.* 354 pp.
- HANKINSON, Thomas L. 1908. A Biological Survey of Walnut Lake, Michigan. *State Bd. of Geolog. Surv.*, Report for 1907, pp. 157-288.
- HUTCHINSON, G. Evelyn. 1941. Limnological Studies in Connecticut. IV. The Mechanism of Intermediary Metabolism in Stratified Lakes. *Ecol. Mon.*, Vol. II: 22-60.

- JUDAY, Chancey, BIRGE, E. A., and MELOCHE, V. W. 1935. Mineral content of the Lake Waters of Northeastern Wisconsin. *Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts & Let.*, Vol. XXXI: 223—276.
- KRÜMMEL, Otto. 1907. *Handbuch der Ozeanographie*. Second. Ed., Vol. I. 526 pp. Stuttgart.
- NEWCORBE, Curtis L., and SLATER, John V. 1948. The Occurrence of Temperatures Unusual to American Lakes. *Science*, Vol. 108, No. 2806: 385—386.
- NEWCORBE, Curtis L. 1949. Attachment Materials in Relation to Water Productivity. *Trans. Amer. Micros. Soc.* (in press).
- NEWCORBE, Curtis L., and SLATER, John V. 1950. Physical, Chemical and Biological Conditions in Sodon Lake, Southeastern Michigan. *Ecol. Mon.*
- OHLE, W. 1934. Chemische und physikalische Untersuchungen norddeutscher Seen. *Arch. Hydrobiol.* 26: 386—464 and 584—658.
- RICHTER, E. 1895. Atlas der österreichischen Alpenseen. *Wien*.
- RUTTNER, F. 1933. Untersuchungen über die biochemische Schichtung in einigen Ostalpenseen. *Geograph. Jahresber. aus Österr.* Vol. XVI: 73—78.
- SCHMIDT, W. 1934. Ein Jahr Temperaturmessungen in 17 österreichischen Alpenseen. *Sitzungsber. d. Akad. Wien*.
- STANLEY, George M. 1936. Geology of the Cranbrook Area. *Cranbrook Inst. of Sci. Bulletin* No. 6: 1—56.
- THIENEMANN, August. 1913. Physikalische und chemische Untersuchungen in den Maaren der Eifel. Part. I. *Verh. d. Naturhist. Ver. d. Preuss. Rheinl. & Westf.* 70 Jahrg. pp. 249—302.
- THIENEMANN, August. 1914. Physikalische und chemische Untersuchungen in den Maaren der Eifel. Part. II. *Verh. d. Naturhist. Ver. d. Preuss. Rheinl. & Westf.* 71 Jahrg. pp. 274—389.
- WELCH, Paul S. 1935. Limnology. *McGraw Hill Book Co., Inc.* New York. 471 pp.
- WHITNEY, Lester V. 1938. Microstratification of Inland Lakes. *Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts & Let.* 31: 155—173.
- WORTHINGTON, E. B., and BEADLE, L. D. 1932. Thermocline in Tropical Lakes. *Nature*, Vol. 129: 55—56.
- YOSHIMURA, Shinkichi. 1937. Abnormal Thermal Stratifications of Inland Lakes. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*. Vol. XIII (8): 316—319.

Le dimorphisme de *Espejoia mucicola*

par

E. FAURÉ-FREMIET et H. MUGARD.

I. Caractères généraux.

Nous avons trouvé *Espejoia* (*Balantiophorus*) *mucicola*, Penard, en grande quantité dans le mucilage qui recouvre le thalle du *Batrachospermum moniliforme* (fig. 1)¹⁾; la morphologie générale de cet Infusoire est exactement conforme à la figure publiée par E. PENARD (1922), et à la description qu'il en donne (p. 127) : „corps ellipsoïdal allongé, non comprimée tronqué en biais en avant, rétréci ou même acuminé en arrière, avec pointe terminale légèrement déviée vers la droite; côté gauche convexe, côté droit plan ou parfois légèrement concave. Toute la partie antérieure du corps est profondément excavée, et représente une sorte de poche, dont la paroi sur la face ventrale de l'animal est ouverte d'une longue entaille" etc.

La „fosse buccale" antérieure ainsi décrite, montre de fortes membranes vibratiles; KAHL (1935) classe cette forme dans la famille des *Frontoniidae*, à côté des *Glaucoma* et des *Colpidium*; nous reviendrons sur la question systématique après avoir décrit la ciliature buccale d'après les images données par l'imprégnation argentique des structures infraciliaires.

Signalons tout d'abord une particularité non décrite qui retint vite notre attention. L'eau contenant la récolte de *Batrachospermum*, contenait, à un moment donné, un très grand nombre d'Infusoires fusiformes, très élancés, apparemment astomes, nageant à grande vitesse en tournant sur eux-mêmes, suivant une hélice à pas serré; par leur allure et leur vivacité, ces Infusoires rappelaient les thérontes des Philasteriens; par leur taille, leur forme et leur structure, ils évoquaient, d'une manière assez exacte pour que l'on soit tenté de les identifier à cette espèce, *Glaucoma sagitta* de KAHL (1926), dont la bouche est décrite et figurée comme de très petites dimensions. Cependant, il fut facile de constater que ces Infusoires, isolés dans de l'eau bouillie, puis mis en présence de petits rameaux de *Batrachospermum*, pénétraient dans la gangue mucilagineuse de cette Algue, s'y cantonnaient, et s'y transformaient après peu d'heures, en *Espejoia*

¹⁾ Récolté dans la Juine, à côté du pont et du lavoir de Bouray S. et O., au mois de juin. Nous l'avons retrouvé, depuis lors, dans la gangue mucoïde entourant les oeufs d'un Insecte aquatique indéterminé (mare de Villejust, mois de juillet).

pourvus de leur „fosse buccale” typique. Inversement, des *Espejoia* typiques, isolés du mucilage et placés dans l’eau pure, se transformèrent en individus fusiformes et rapides.

Espejoia mucicola se nourrit et se multiplie par bipartition sous la forme sédentaire, macrostome et mucicole, tandis que les individus fusiformes microstomes et nageurs apparaissent comme des migrateurs en quête d’un nouveau domaine de colonisation. A cet égard, ces migrateurs peuvent être comparés aux individus chasseurs, ou thérontes, que nous avons décrits chez quelques Infusoires prédateurs ou histiophages (FAURÉ-FREMIET, 1948, H. MUGARD, 1948). Il ne semble pas cependant que le dimorphisme de cette espèce soit lié à un cycle régulier, comme chez les Histiophages typiques; mais plutôt qu’il soit sous la dépendance de conditions écologiques, comme chez certains prédateurs; *Enchelys mutans* p. ex. Il peut être commode de caractériser ces deux sortes d’individus d’après leur particularité structurale, par les deux qualificatifs de macrostomes et de microstomes.

E. PENARD a trouvé *E. mucicola* „exclusivement dans la gelée accompagnant les paquets d’oeufs de petits Insectes et Mollusques aquatiques; on l’y voyait se promener en plein mucilage, tournant continuellement sur lui-même”. Nous avons vérifié que les individus migrateurs provenant du *Batrachospermum* pénétraient facilement dans la gaine gélatineuse des pontes de *Chironomus*, comme dans le mucilage extrait des graines de *Psyllium* et s’y transformaient en individus sédentaires à fosse péristomienne bien développée.

Nous décrivons successivement ici les deux types de structure qui caractérisent cette espèce, et les mécanismes morphogénétiques de leur transformation.

II. *Les individus macrostomes.*

Les individus macrostomes et mucicoles sont ceux-là même que E. PENARD a décrit; nous leur avons généralement trouvé une longueur de 70 à 80 μ , contre 80 à 100 μ noté par le précédent auteur. Nous définirons l’axe de la face ventrale par une ligne médiane correspondant à la cinétie stomatogène, ou strie ciliaire n° 1, selon les conventions adoptées par CHATTON et LWOFF.

La partie antérieure du corps est obliquement tronquée sur le côté droit et sur la partie droite de la face ventrale, par la „fosse buccale”, ou dépression péristomienne; celle-ci s’enfonce obliquement en direction postérieure, tout en s’inclinant vers le côté dorsal gauche; l’ouverture buccale est au fond, elle mesure environ 25 à 30 μ de profondeur sur 12 à 15 μ de large. Le bord antérieur de la paroi ventrale du corps, qui limite cette cavité, présente sur la gauche une large échancrure oblique, qui laisse voir une grande partie des membranes vibratiles (fig. 2).



Fig. 1. Microphotographie montrant un fragment de *Batrachospermum* avec de nombreux *Espejoia mucicola* dans le mucilage périphérique.

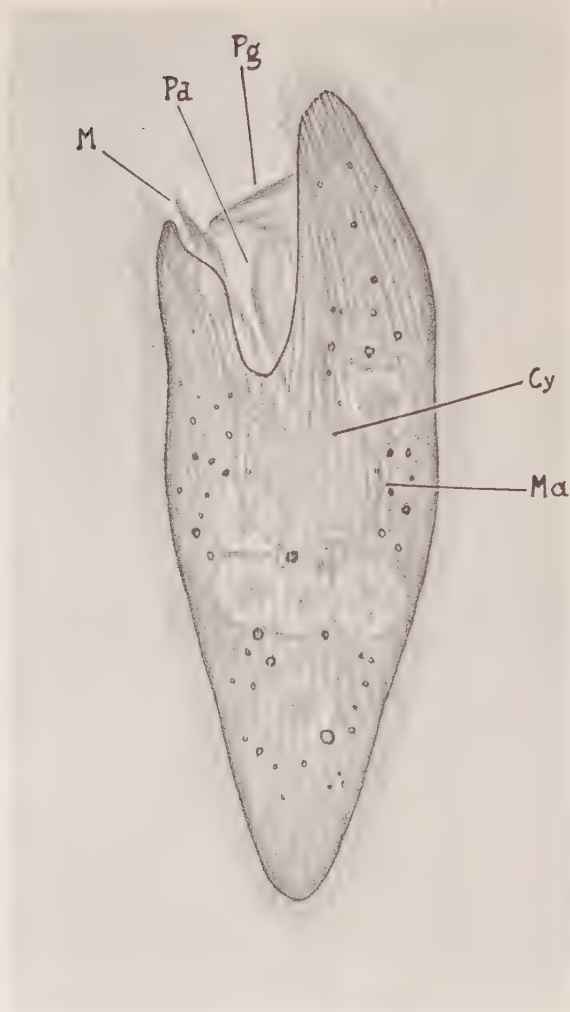


Fig. 2. *Espejoia mucicola* vu par la face ventro-latérale droite; l'échancrure peristomienne montre le peniculus gauche Pg, le peniculus dorsal Pd et la membrane quadripartite M. Le cytotome Cy, profond, est vu par transparence; Ma, macronucleus avec le micronucleus au dessous.

La ciliature somatique¹⁾ comporte un peu plus de 40 cinéties dont l'orientation générale est nettement méridienne. Sur les côtés gauche et dorsal, ces cinéties sont sensiblement bipolaires. Du côté ventral, par contre, six à sept cinéties se terminent au-dessous du bord péristomien, tandis que les autres, situées plus à droite, s'incurvent franchement pour le contourner et rejoindre le pôle apical au niveau d'une suture frontale.

La cinétie stomatogène (fig. 3), ou cinétie 1, est la première à droite, d'une série de cinéties hypostomiennes courtes; les cinéties 2 à 5 (en comptant vers la droite) s'incurvent fortement à droite au-dessous du bord péristomien, et rejoignent postérieurement le pôle antapical; la cinétie 6 (ou 7 chez quelques individus, semble-t-il), s'arrête, au contraire, au-dessous de l'équateur, et le pore de la vacuole pulsatile est situé à son extrémité; les deux cinéties 7 et 8 (ou 8 et 9) s'incurvent postérieurement en contournant le pore excréteur, et se terminent à deux niveaux différents devant la cinétie 5 (ou 6); enfin les cinéties suivantes, 9 (ou 10) et la suite, sont bipolaires.

L'infra-ciliature péristomienne est bien mise en évidence par les imprégnations argentiques; elle comporte trois éléments distincts. A gauche, une bande large de près de 3 μ parcourt obliquement la cavité, jusqu'au bord frontal, le long duquel elle s'incurve vers la droite; une seconde bande, de même aspect, mais plus courte, est obliquement appliquée sur le fond de la cavité péristomienne; enfin du côté droit, quatre cinéties parallèles, bien distinctes, et de longueur décroissante, dessinent un large tour de spire depuis l'ouverture buccale profonde jusqu'à l'extrémité frontale de la bande gauche.

La coloration de la ciliature proprement dite par l'hématoxyline¹⁾, montre, correspondant aux deux bandes gauche et dorsale, deux membranes vibratiles épaisses et larges; l'extrémité frontale recourbée de la membrane gauche, se rabat sur la fosse buccale qu'elle semble recouvrir comme un opercule, conformément à la description de E. PENARD (fig. 2); on distingue au-dessous la membrane dorsale ondulée. Par contre, une série de lames ciliaires parallèles semblent correspondre aux quatre cinéties hélicoïdes droites.

La coalescence des cils péristomiens en lames ou membranes vibratiles est en accord avec la position, admise pour le genre *Espejoia*, dans le sous-ordre des Holotriches hyménostomes; mais la structure observée ne correspond pas au schéma tétrahyménien caractéristique du groupe *Glaucoma-Colpidium* (FURGASON) et retrouvé par H. MUGARD chez les Ophryoglenides, les Philasterides, etc. Par contre, cette structure paraît étroitement comparable à celle très bien décrite par V. GELEI (1934) chez les espèces

¹⁾ d'après les imprégnations argentiques par la technique de CHATTON et LWOFF.

¹⁾ après fixation osmio-phosphomolybdique.

du genre *Paramecium*. Les préparations à l'argent montrent en effet que les deux bandes infraciliaires gauche et dorsale sont deux polycinéties, probablement quadruples, qui, par leur structure, comme par leur position, correspondent au „peniculus” des *Paramecies* (fig. 3 et 4), tandis que les quatre cinéties hélicoïdes droites, correspondent à la „membrana quadripartita” de ces mêmes espèces.

L'appareil nucléaire comporte un macronucleus sphéroïde portant une dépression latérale dans laquelle est logé le micronucleus. (fig. 1)

III. *Les individus microstomes.*

Les individus microstomes ou migrants sont caractérisés par la disparition complète de la fosse péristomienne, et leur aspect très régulièrement fusiforme (fig. 8). La longueur du corps atteint encore 70 à 80 μ ; mais sa forme est beaucoup plus élancée que chez les individus sédentaires, car le cytoplasma ne renferme plus aucune vacuole digestive. La partie apicale est acuminée tandis que la postérieure est plutôt arrondie, et parfois un peu plus large que la région antérieure; l'axe longitudinal du corps est légèrement incurvé. La face ventrale est marquée, dans le quart antérieur, par la présence d'un appareil buccal non fonctionnel, de très petite dimension, réduit à la présence de trois courtes membranes ciliaires disposées dans une fossette ovale dont la longueur est de l'ordre de 5 μ environ.

La ciliature somatique comprend, comme chez les individus sédentaires, un peu plus de 40 cinéties longitudinales; mais celles-ci, non détournées par l'ouverture large de la fosse buccale, sont, presque toutes, régulièrement méridiennes; les cinéties dorsales sont bipolaires; les ventrales s'affrontent antérieurement de part et d'autre d'une courte suture frontale située au-dessus de la bouche. La cinétie stomatogène commence au-dessous de la fossette buccale, bordée à droite par la cinétie 2 et à gauche par la cinétie N-3¹⁾; la position du pore excréteur vacuolaire et la disposition des cinéties 6, 7, 8 et 9 restent exactement les mêmes que chez l'individu migrant, sauf en ce qui concerne leur courbure antérieure.

IV. *Les transformations morphologiques.*

Si la transformation des individus sédentaires en individus migrants et *vice-versa* est facilement observée sur des *Espejoia* isolée *in vitro*, il est beaucoup plus difficile de suivre sur ces individus vivants, le détail des changements de forme et les mécanismes de leur réaliation. En fait tous les stades de ces transformations morphologiques se retrouvent dans quelques

¹⁾ N correspondant au nombre total des cinéties, non exactement déterminé, et voisin de 44.

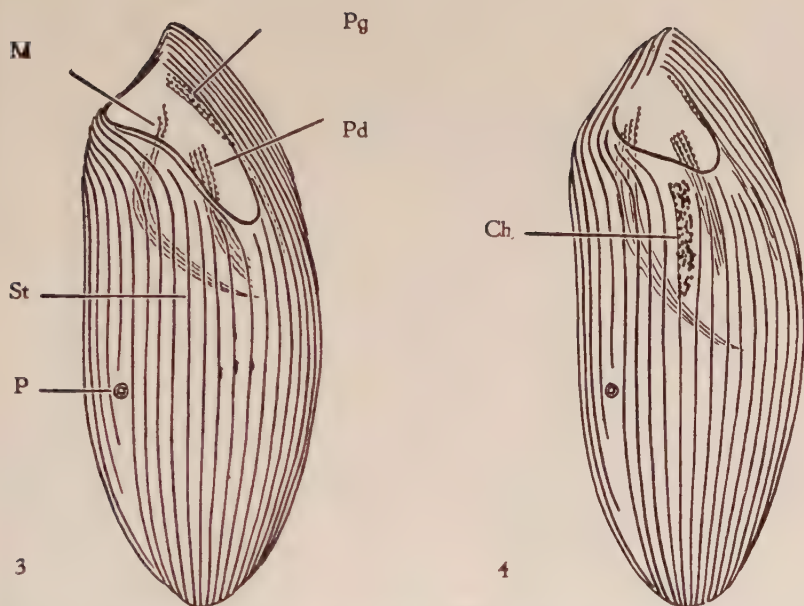


Fig. 3. *Espejoia mucicola*; face ventrale; représentation schématique de l'infraciliature d'après une imprégnation à l'argent. St: cinétie stomatogène; p: pore de la vacuole contractile; Pg: peniculus gauche; Pd: péniculus dorsal; M: membrane quadripartite.

Fig. 4. Réduction du péristome et apparition du champ stomatogène Ch, à gauche de la cinétie no. 1.

préparations imprégnées à l'argent, et l'on peut reconstituer, en classant les différents aspects reconnus, leurs étapes successives de la manière suivante.

a) L'ouverture du péristome se réduit, tandis que la fosse buccale persiste avec son infraciliature; en même temps les corpuscules ciliaires se multiplient dans le tiers antérieur de la cinétie stomatogène, et constituent, à gauche de celle-ci, un champ granulaire allongé qui repousse légèrement la cinétie N (fig. 4).

b) Les cinéties 1 et N à N-8 s'allongent à mesure que l'ouverture péristomienne se réduit, tandis que la courbure vers la droite des cinéties 2 à 9, 10, etc. s'atténue puis s'efface. L'infraciliature du peniculus et de la membrane quadripartite, qui restent d'abord visibles en profondeur, disparaissent progressivement avec la fosse péristomienne et la bouche. Pendant ce temps le champ stomatogène s'isole de la cinétie 1, se raccourcit, et se subdivise longitudinalement en trois séries de granules constituant une ébauche buccale (fig. 5 et 6).

c) L'individu devient régulièrement fusiforme; la trace du péristome primitif est marquée par une très petite zone granuleuse sous apicale, de part et d'autre de laquelle les cinéties soma-

tiques se rapprochent; l'ébauche buccale se condense en trois courtes séries doubles de cinétosomes (fig. 7), disposées parallèlement, avec une légère obliquité sur l'axe du corps; les cinéties 1 et N se terminent au-dessous de cette ébauche.

d) L'ébauche buccale se réduit; elle occupe une fossette peu marquée; la structure définitive de l'individu migrateur fusiforme est réalisée (fig. 8).

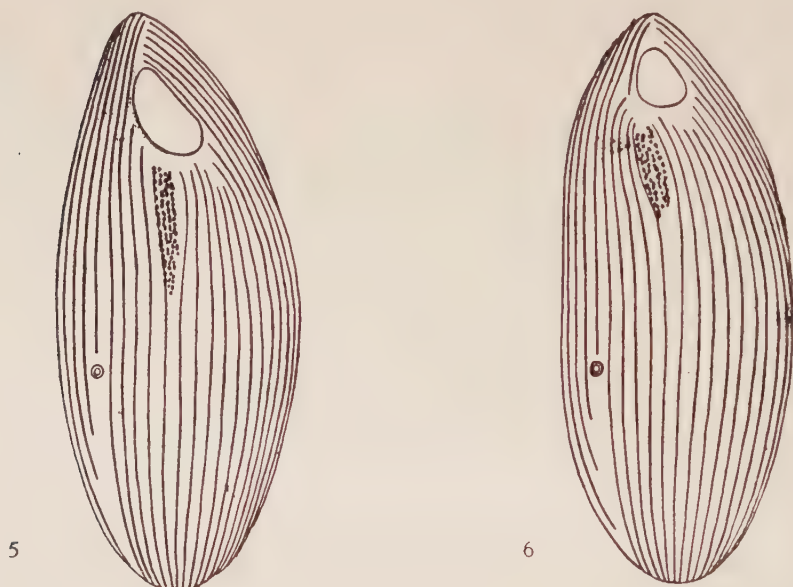


Fig. 5 et 6. Deux stades plus avancés montrant la disparition de l'infaciliature péristomienne, l'orientation des cinétosomes du champ stomatogène, puis le raccourcissement de l'ébauche buccale et son déplacement en direction antérieure.

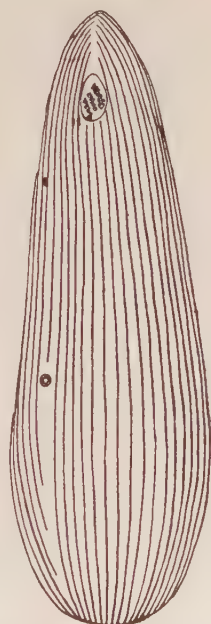
e) Un nouveau champ stomatogène est formé dans la partie antérieure de la cinétie 1, par multiplication et élinéation vers la gauche de ses cinétosomes; en même temps, l'infaciliature buccale se condense en une petite masse résiduelle réfringente et argentophile (fig. 9).

f) Le nouveau champ stomatogène s'ordonne et s'organise en séries longitudinales de cinétosomes; celles-ci donnent bientôt trois rangées parallèles doubles (fig. 10), puis multiples, qui s'accroissent et s'enfoncent dans une fosse péristomienne qui s'approfondit peu à peu; en même temps les cinéties 2 et suivantes s'allongent, s'incurvent et contournent l'ouverture tracée par l'invagination du péristome.

g) La fosse péristomienne atteint son développement complet, tandis que les trois rangées de cinétosomes donnent respectivement les deux bandes ciliaires du peniculus et la membrane quadripartite. La structure définitive de l'individu mucicole est ainsi réalisée (fig. 3).



7



8

Fig. 7. Stade suivant; le péristome initial est réduit à une petite cicatrice sub-apicale; l'ébauche buccale a donné naissance à trois courtes polycinéties.

Fig. 8. Regression de la structure buccale, et réalisation d'un individu migrateur comparable au *Glaucoma sagitta* Kahl.

V. Signification du dimorphisme de *E. mucicola*.

Les individus migrants rappellent, nous l'avons dit, par leur forme et leur nage rapide, les individus chasseur, ou thérontes, des Philastériens; ils en diffèrent cependant en ce sens que leur appareil buccal n'est pas fonctionnel, et que, une fois trouvé le milieu convenable, ils doivent subir une nouvelle transformation pour se nourrir. Il serait alors plus exact de les comparer aux individus migrants que nous avons observés chez quelques formes prédatrices telles que *Monodinium vorax* (E. FAURÉ-FREMIET, 1945) ou histiophages, telles que les *Ophryoglena* (H. MUGARD, 1948); malheureusement le cycle de ces individus

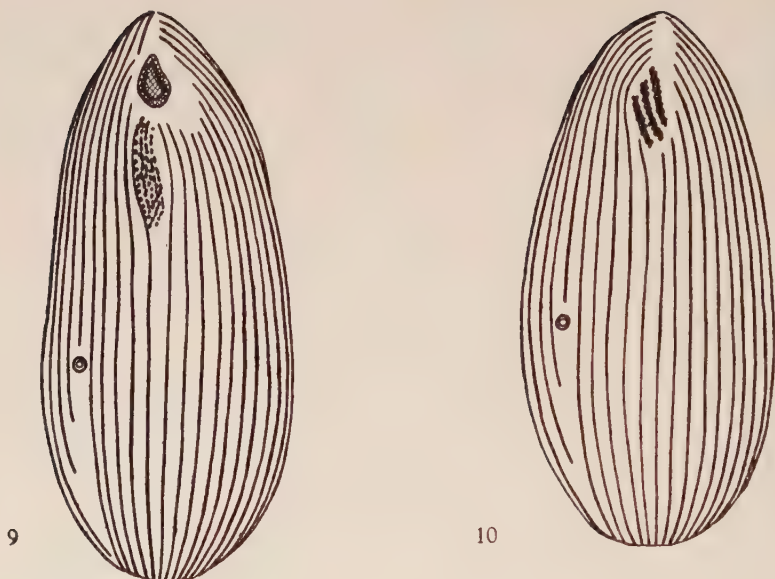


Fig. 9. Transformation d'un individu migrateur; apparition au dépens de la cinétie no. 1 d'un nouveau champ stomatogène et disparition de la bouche vestigiale.

Fig. 10. Organisation d'une nouvelle ébauche buccale dont les trois polycinéties commencent à s'accroître avant de s'invaginer pour donner la disposition structurale du trophonte et revenir ainsi à la fig. 3.

migrateurs n'a pas été suivi, et, l'on doit remarquer d'autre part, qu'ils sont caractérisés par l'accumulation de corps de réserve, ce que l'on n'observe pas chez *Espejoia mucicola*. Il reste donc possible, au point de vue fonctionnel, de considérer, chez cette espèce, les individus mucicoles comme des trophontes capables de se multiplier par division et les individus nageurs comme des thérontes en quête d'un nouveau milieu nutritif, étant entendu que la succession de ces deux formes ne correspond pas nécessairement à un cycle régulier de croissance et de multiplication.

D'accord avec ce fait, une constatation s'impose; c'est que la forme microstome se réalise non pas à la suite d'une division, mais par un processus morphogénétique de réorganisation. Il apparaît, d'autre part, que le mécanisme de ce processus est identique à ceux mis en jeu par la morphogénèse de bipartition. La même constatation peut être faite, on le sait, concernant les phénomènes de régénération ou de rénovation de l'appareil péristomien, bien connus, chez un grand nombre de Ciliés. (FAURÉ-FREMIET 1948).

Signalons enfin que le dimorphisme de *Espejoia mucicola* rappelle le cas de deux autres Holotriches tétrahyméniens: *Leucophrys patula* Ehrb., d'après MAUPAS, et *Glaucoma vorax*, KIDDER et CLAFF, qui très voisins l'un de l'autre, présentent l'un comme l'autre, une forme macrostome et une forme microstome.

VI. Position systématique du genre *Espejoia*.

E. PENARD (1922) rapporte au genre *Balantiophorus* de SCHEWIAKOFF l'Infusoire dont il est ici question; le trouvant „exclusivement” dans la gelée accompagnant les paquets d'oeufs de petits Insectes et Mollusques aquatiques, cet auteur lui donne le nom spécifique *mucicola*.

Une forme très voisine et peut-être identique a été observée par SMITH (1897) dans l'enveloppe gélatineuse des oeufs de *Culex*; considérant la forme de son péristome, SMITH la rapporte au genre *Condyllostoma*, tout en insistant sur le caractère provisoire de cette dénomination, car il n'observe pas chez lui la puissante ciliature adorale qui caractérise les Hétérotriches.

Entre temps, BURGER (1908), observant au Chili l'une de ces espèces ou quelque forme très voisine, reconnaît qu'il s'agit d'un Holotriche assez particulier pour motiver une distinction générique; il crée pour elle le genre nouveau *Espejoia* et l'espèce *obtusa*.

Ces trois travaux sont restés isolés et peu connus. KAHL (1935) en a comparé les données les plus solides; en conclusion, il conserve le genre *Espejoia* de BURGER qui paraît tout à fait justifié, la dénomination *Balantiophorus* ayant été appliquée par SCHEWIAKOFF (1896) à des espèces pour lesquelles STOKES (1888) avait déjà créé le genre *Cyrtolophosis*, et qui présentent en fait des caractères nettement différents. KAHL admet l'identité des deux espèces américaines observées par SMITH et par BURGER et conserve la dénomination la plus ancienne *culex*; il décrit à part l'espèce de E. PENARD sous le nom de *Espejoia mucicola*.

Nos propres observations concordent exactement, avons nous dit, avec celles de PENARD; cependant nous avons observé souvent des individus anormalement petits, de sorte que les différences de taille indiquées par les auteurs, soit 50 μ (BURGER), 70 μ (SMITH), 80—100 μ (PENARD) ne nous semblent pas permettre de caractériser deux espèces, non plus que les caractères morphologiques insuffisamment décrits. Nous remarquerons d'autre part que aucun des quatre auteurs précités n'a signalé l'existence d'individus migrants microstomes; mais nous ne tirerons pas argument de ce fait pour proposer la création d'une nouvelle espèce distincte des précédentes. Ceci nous conduit à rappeler que l'espèce décrite par KAHL (1926) sous le nom de *Glaucoma sagitta*, longue de 60—70 μ , pourvue d'une bouche „très petite”, trouvée en nombre parmi des végétaux en décomposition, n'est

peut-être pas autre chose que la forme migratrice et microstome de *E. mucicola*.

Une autre question est celle de la position systématique du genre *Espejoia*; KAHL la classe parmi les Holotriches Hyménostomes, dans la famille des *Frontoniidae*, au voisinage des *Glaucoma* et des *Colpidium*. Cette conclusion serait peut-être justifiée par l'examen superficiel des individus microstomes d'aspect glaucorien; elle ne l'est plus si l'on considère la structure péristomienne précédemment indiquée. En effet cette structure se rapproche étroitement de celle, si exactement décrite chez *Paramecium*, par J. V. GELEI (1934) avec le peniculus gauche et la membrane quadripartite droite.

Cette même structure se retrouve dans une série d'apparence orthogénétique chez les genres *Stokesia*, *Disematostoma* et *Frontonia*, avec cette complication que le peniculus voit le nombre de ses polycinéties passer de 2 à 3 puis à 4 (E. FAURÉ-FREMIET, 1948).

Cependant, chez *Paramecium* comme chez les trois genres suivants, la ciliature buccale est indépendante de la ciliature somatique et assure par elle-même sa propre duplication au cours de la division de l'Infusoire.

Chez *Espejoia* par contre, la bouche se reconstitue par le modelage d'une ébauche formée par multiplication localisée des cinétosomes de la cinétie stomatogène, suivant le même processus que celui décrit par CHATTON et LWOFF chez *Glaucoma scintillans*. Le genre *Espejoia* apparaît ainsi moins différencié — ou plus primitif — que ceux de la série *Paramecium* → *Frontonia*.

On sait d'autre part que la structure tétrahyménienne décrite par FURGASON (1940) chez les espèces du groupe *Glaucoma-Colpidium* se retrouve, avec une série de modifications de détail non seulement chez ces genres, ordinairement classés dans la famille des *Frontoniidae*, mais encore chez toutes les espèces des familles des *Ophryoglenidae*, des *Philasteridae* et des *Lembidae* (H. MUGARD 1948). Il apparaît ainsi qu'une révision du sous-ordre des Holotriches hyménostomes est rendue nécessaire à la suite des données précises apportées sur la ciliature buccale par les techniques d'imprégnations argentiques.

Résumé.

Espejoia mucicola PENARD est une espèce dimorphe; il existe en effet une forme trophique, mucicole, macrostome, pourvue d'un péristome caractéristique très développé; et une forme migratrice, à nage rapide en eau libre, microstome, et pourvue d'un dispositif buccal non fonctionnel.

Le passage d'une forme à l'autre comporte toujours l'organisation d'une ébauche buccale à partir de la cinétie stomatogène, la substitution de cette ébauche à la bouche primitive, de type

macro- ou micro-, qui régresse et se résorbe, puis son modelage suivant l'un ou l'autre de ces deux types.

Le dimorphisme n'est pas lié à un cycle évolutif régulier, et paraît dépendre des conditions réalisées par le milieu.

La ciliature péristomienne des formes macrostomes est seule caractéristique; elle s'apparente à celle des Paramecies, et non pas au type tétra-hyménien. La position systématique du genre *Espejoia* est discutée; cette espèce apporte un nouvel argument en faveur de la revision du s-ordre des Holotriches Hymenostomes et spécialement de la famille des *Frontoniidae*.

Collège de France, Paris.

BIBLIOGRAPHIE

- BURGER, 1908. - Nuevos Estudios sobre Protozoos chilenos del agua dulce. Annales Univ. de Chile.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1945. - Polymorphisme du *Monodinium vorax* n.sp. Bull. Soc. Zool. France, 70, 69—79.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1948. - Morphologie comparée des Ciliés holotriches Trichostomata et Hymenostomata. XIIIe Congrès Internat. de Zoologie. Paris. (sous presse)
- FAURÉ-FREMIET, E., 1948. - Les mécanismes de la morphogenèse chez les Ciliés. Folia Biotheoretica, 3, 25—58.
- FURGASON, W. H., 1940. - The significant cytostomal pattern of the "Glaucoma-Colpidium group", and a proposed new genus and species, *Tetrahymena gelei*. Arch. f. Protistenk., 94, 224-266.
- GELEI, J. V., 1934. - Der feinere Bau des Cytopharynx von *Paramecium* und seine systematische Bedeutung. Arch. f. Protistenk., 82, 331-362.
- KAHL, A., 1926. - Neue und wenig bekannte Formen der holotrichen und heterotrichen Ciliaten. Arch. f. Protistenk., 55, 197-438.
- KAHL, A., 1935. - Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) (die Tierwelt Deutschlands). Jena, G. Fischer édit.
- KIDDER, G. W., LILLY, D. M., and CLAFF, C. L., 1940. - Growth Studies on Ciliates. IV. The influence of food on the structure and growth of *Glaucoma vorax* sp. nov. Biol. Bull., 78, 9—23.
- MAUPAS, E., 1888. - Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. Zool. Exp. et Gen. 6, 165-277. 2e S.
- MUGARD, H., 1948. - Contribution à l'étude des Hymenostomes histiophages. (Thèse. Paris).
- PENARD, E., 1922. - Etudes sur les Infusoires d'eau douce. Genève, Georg Édit.
- SCHEWIAKOFF, 1896. - Infusoria Aspirotricha (Holotricha auctorum). Mém. Acad. Imp. Sc. St. Petersbourg. Cl. phys-math. 4, 1-378.
- SMITH, 1897. - Notes on some undescribed Infusorians. Trans. Amer. Micr. Soc., 19, 54-66.
- STOKES, A. C., 1888. - A preliminary contribution toward a history of the fresh-water Infusoria of the U.S. J. Trenton Nat. Hist. Soc., 1, 71-319.

Etude de quelques espèces de *Peridinium*, souvent confondues

par E. BALECH, Necochea, Argentine.

Poursuivant la révision des espèces de *Peridinium* et spécialement l'étude de leur tabulation, j'ai pu constater avec quelle fréquence on confond des espèces ayant une certaine ressemblance morphologique, même s'il y a des différences profondes, soit dans la tabulation des valves, soit au sulcus.

Dans l'espoir de contribuer à une meilleure connaissance des espèces de *Peridinium*, j'ai consacré la plus grande partie de ces trois dernières années à dessiner à la chambre claire, à mesurer et à comparer une grande quantité d'exemplaires de chaque espèce. J'en ai aussi analysé plusieurs pour étudier soigneusement leurs plaques, particulièrement celles de la région sulcale, comme a été le cas avec *P. antarcticum* Karsten. Je crois pouvoir insister sur le fait que c'est là la seule manière d'arriver à des résultats systématiques satisfaisants, sans reconnaître des espèces collectives, différant suivant les auteurs par la taille, la forme, la tabulation, l'ornementation etc. Et si, à mon avis, la région sulcale est très peu variable dans chaque espèce, l'étude de ce caractère pourra nous servir de guide pour réunir les formes des espèces polymorphes.

Peridinium cf. depressum

(Planches I et II)

Le *Peridinium* que je désigne sous ce nom est, fort probablement, l'espèce caractéristique la plus abondante de ce que nous appelons la province zoogéographique argentine, c'est à dire la mer néritique de la côte argentine nord, depuis le 43° S. et de la côte uruguayenne; c'est une région de transition faunistique. *Peridinium cf. depressum* a été observé par moi dans le plancton du littoral de la presqu'île Valdes et du Golfe San José (lat. 42° S.), dans diverses pêches de la province de Buenos Aires, et je l'ai trouvé en abondance dans les récoltes faites par M. F. C. Müller Melchers à Atlantida, Uruguay.

Il appartient à la section Oceanica de Jörgensen, suivant sa tabulation et sa forme typique. Une détermination spécifique me semble cependant difficile pour deux raisons : d'abord, cette espèce n'est mentionnée que par peu d'auteurs, ensuite les descriptions en données par ceux-ci sont peu claires et souvent imprécises.

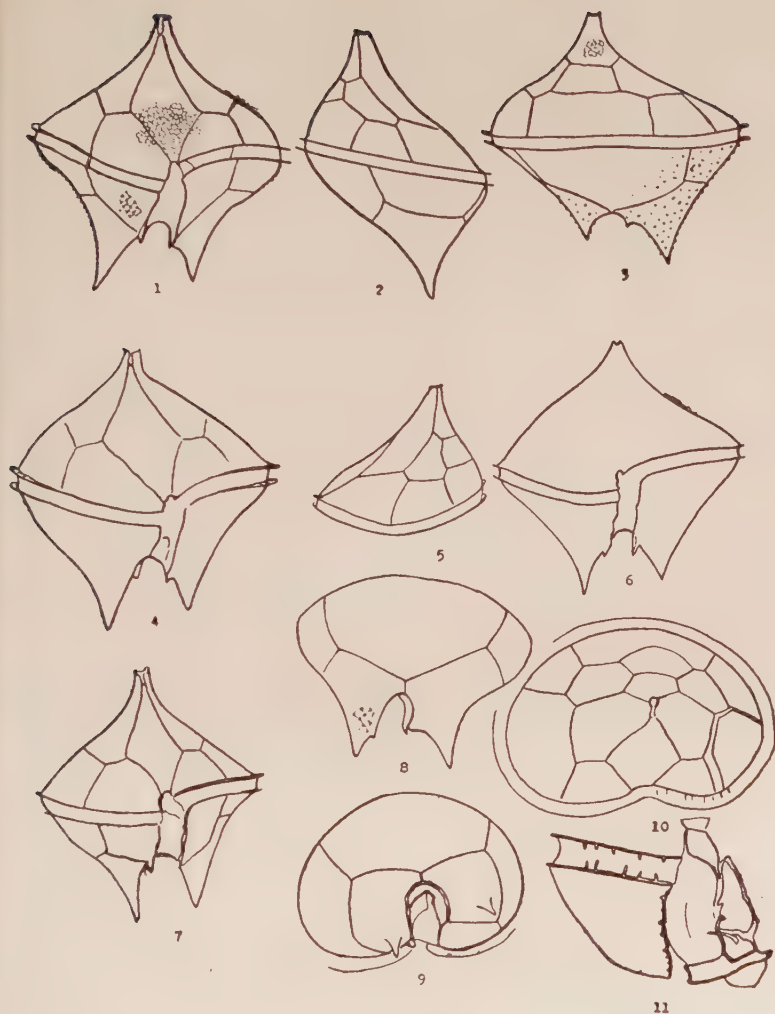


PLANCHE I

Peridinium cf. depressum

Fig. 1: Vue ventrale. — Fig. 2: Côté droit. — Fig. 3: Vue dorsale. — Fig. 4, 6 et 7: Vue ventrale de trois autres exemplaires. — Fig. 5: Epithèque, côté gauche. — Fig. 8: Hypothèque, vue dorsale. — Fig. 9: Hypothèque, vue antapicale. — Fig. 10: Epithèque, vue apicale. — Fig. 11: Région sulcale avec C.d. et 5'''.

(Toutes, sauf 11, $\times 333$ environ).

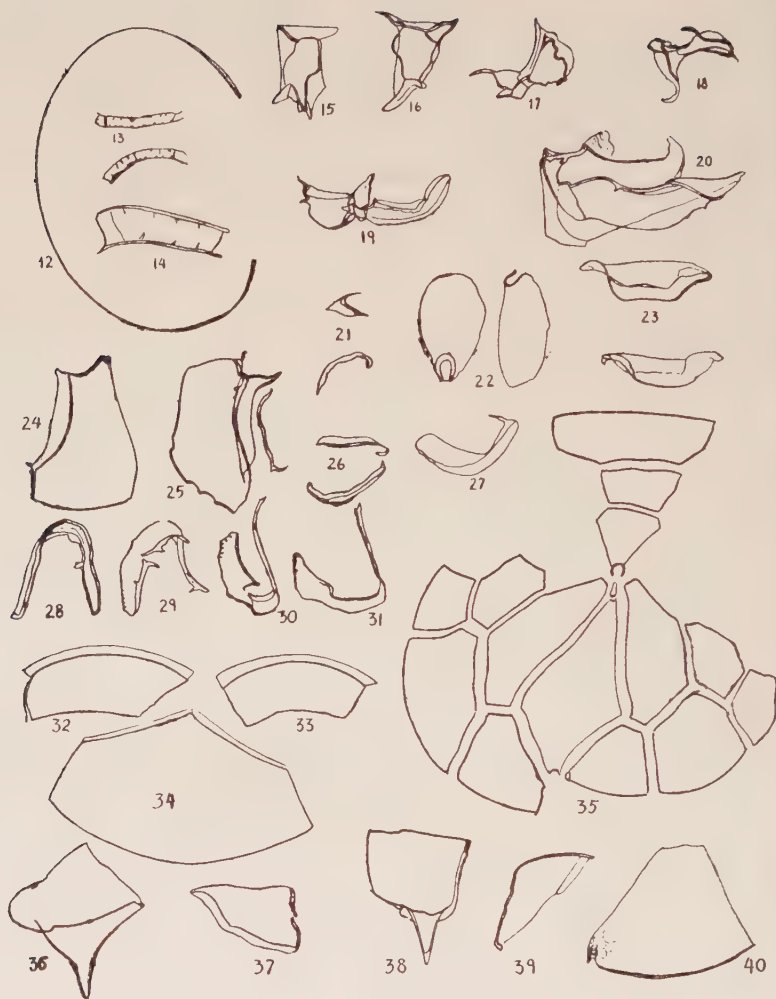


PLANCHE II

Peridinium cf. depressum

Fig. 12: Cingulaire dorsale. — Fig. 13: Cingulaires ventrales. — Fig. 14: C.i. (grossissement supérieur). — Fig. 15—19: S.a., différentes positions. — Fig. 20: Région sulcale isolée. — Fig. 21 et 26: S.dorsale — Fig. 22, 23 et 27: S.m. — Fig. 24: S.i. — Fig. 25: S.d. avec la sulcale dorsale. — Fig. 28—31: S.p. — Fig. 32—33: 4''' et 2'''. — Fig. 34: 3'''. — Fig. 35: Plaques de l'épithèque. — Fig. 36: 2'''. — Fig. 37: 5'''. — Fig. 38: 1'''. — Fig. 39: 1'''. — Fig. 40: Vue dorsale de 7''' montrant la gouttière.

Espèce de taille moyenne, à corne apicale bien formée mais courte, mal délimitée, à apex obtus et munie d'un renforcement annulaire bien indiqué. Cornes antapicales aiguës, bien formées, de longueur moyenne, la droite toujours un peu plus longue, légèrement divergentes (angle $10-33^\circ$) ; dans deux exemplaires j'ai pu constater un écart de 36° et de 28° . Dans la plupart des exemplaires observé, l'angle antapical oscille entre 24° et 17° . Il y en a cependant plusieurs avec 10° .

Planozone avec légère tendance à cavozone. Sillon étroit, bien délimité par les bords membraneux; extrémité droite descendue à approximativement 3 fois la hauteur du cingulum.

Le contour de la thèque n'est pas facilement établi par suite de l'inclinaison du sillon par rapport à l'axe et par la tendance des exemplaires à se poser avec l'épithèque ou l'hypothèque dressée. Si on les place de manière que leur axe longitudinal soit perpendiculaire à l'axe optique, on voit que le transdiamètre est très étendu et que les flancs de l'épivalve sont très convexes, sauf à leur union à la corne. Vue latéralement, la loge, sans tenir compte des cornes, est quadrangulaire curviligne, assez épaisse, et à côtés à peu près parallèles; extrémité des antapicales un peu ventrale par rapport à l'axe de l'apicale.

Surface de l'épithèque aréolée, faiblement réticulée. Hypothèque avec aréoles plus ou moins petites, renforcées par de petites épines ou granulations.

Par sa tabulation, la forme est Ortho-quadra, Plaque 1' rhomboïdale: triangle supérieur de longueur approximativement double (mesures prises sur des préparations désarticulées et horizontales), à côtés différents: le côté droit étant convexe à la partie inférieure, tandis que le côté gauche est légèrement concave ou un peu sinueux et presque droit; vertex supérieur formant un petit bord concave placé à quelque distance de l'extrémité de la corne; triangle inférieur plus variable, avec le côté droit convexe, rectiligne ou un peu concave et le gauche toujours plus ou moins concave; apex concave.

1'' et 7'' à forme semblable, de grandeur moyenne, bords supérieurs articulés avec 2' et 4', inclinés vers le bas et en dehors et à peu près au même niveau; à cause de la descente du cingulum, 7'' est cependant plus haut, mais généralement plus étroit. 7'' a aussi un fort et haut rebord interne; la face dorsale ou intérieure de cette plaque présente une gouttière contre ce rebord. 2' et 4' subégaux et allongés, soutenant avec 3' une petite plaque apicale, en forme d'anneau incomplet, ouvert à sa face ventrale. Une autre petite plaque apicale, allongée en languette et formant la gouttière apicale, est soutenue par 2', 4' et l'annulaire décrite ci-dessus. L'intercalaire 1a est plus haute et notablement plus étroite que 3a; toutes les deux sont hexagonales, comme c'est courant chez *Per. quadra*, mais elles sont, surtout dans certains exemplaires, de forme assez dissemblable. 2a quadra asymétri-

que, avec le côté gauche nettement plus long que le droit. 4'' hexagonale très longue irrégulière, asymétrique; son bord articulaire pour *3a* est beaucoup plus étendu que celui de *1a* pour la même plaque; en somme, quoique tous les individus examinés — et j'en ai examiné un grand nombre — étaient quadra, une nette tendance vers penta peut être observée. La petite plaque *3'* à contour pentagonal, est aussi asymétrique, son bord postérieur droit est plus long que le bord postérieur gauche.

Quant aux plaques cingulaires, la ventrale gauche est plus courte et son bord interne est notablement plus élevé que l'externe.

La sulcale antérieure vue en position paraît simple, comme dans *P. antarcticum*, courbée à convexité antérieure droite et à concavité postérieure du même côté; l'ensemble est plus ou moins convexe vers le côté gauche. Isolée, elle est comme dans *P. antarcticum*, si compliquée que son analyse est extrêmement difficile; on peut la considérer comme constituée par une partie antérieure en S italique court et large, un peu déformé, se rétrécissant en arrière et soutenant de petites membranes articulaires hyalines, et par une partie postérieure insérée sur l'autre à angle presque droit, compliquée, tordue, avec de fortes crêtes soutenant les plaques la suivant en arrière.

Les bords latéraux de la région sulcale sont formés par 2 plaques plus grandes. Sulcale gauche (*S.i.*) en forme d'un L, très large, avec le bras court ou base dirigé vers la région dorsale; bord antérieur et dorsal renforcés; dans le dorsal il y a en outre une forte crête émettant deux prolongements: un antérieur et un postérieur; bord antérieur concave de même que le dorsal majeur; dorsal petit ou postérieur plus ou moins rectiligne; pores apparemment absents.

Sulcale droite (*S.d.*) avec la marge dorsale régulièrement concave, renforcée, soutenant une membrane aliforme dorsale avec une apophyse épineuse dans son angle postérieur; bord ventral convexe dans son ensemble, irrégulier, avec un angle assez proéminent un peu avant le milieu; au partie antérieure, fortement inclinée vers la dorsale, porte généralement trois échancrures.

S.d. et *S.i.* très rapprochées, se faisant face. Sulcale postérieure (*S.p.*) forme l'„arc dorsal” du sulcus; largement articulée avec *S.d.* et *S.i.*, avec une branche gauche un peu plus basse et étroite que la droite; celle-ci vers la partie dorso-antérieure, a une échancrure avec des côtés renforcés et une apophyse verticale qui est continuée par le rebord postérieur de *S.d.*

Sulcale moyenne (*S.m.*) très hyaline, un peu striée, fortement concave vers le dos et à droite; extrémité antérieure saillante, rugueuse, avec un renforcement en fer à cheval; rebord droit renforcé par la plaque dorsale, étroite, arquée, irrégulière, avec une petite ailette.

Dimensions: longueur 150—111 μ ; transdiamètre 135—90 μ .

Les exemplaires typiques ont 120 μ environ. Un seul exemplaire en ma possession est plus grand, pêché en été au littoral de Buenos Aires; la moitié des spécimens d'Atlantide ont une longueur de 120 μ . Les différences entre la longueur et la largeur oscillent entre 9 et 21 μ , dans la plupart des cas entre 12 et 18 μ . Un individu typique a comme dimensions: L. 120 μ , Trd. 105—108 μ ; diamètre dorsal-ventral 60 μ ; hauteur de l'épithèque 60 μ ; hauteur du sillon 5 μ ; corne antapicale gauche 24—25 μ ; antapicale droite 30—32 μ (mesures comptées depuis le sinus médian postérieur jusqu'à l'extrémité des cornes).

Le manque de renseignements dans la littérature déjà mentionné ne me permet pas une discussion approfondie et bien fondée de la forme étudiée. Celle-ci me paraît être apparentée de près à *P. depressum*, mais elle est plus large et courte que cette dernière espèce; c'est à cause de cela que je l'appelle *P. cf. depressum*, ne connaissant ni la description originale de *P. depressum* ni les variations que celui-ci subit. Bohm, p. ex. parle de „plump forms” de *P. depressum* qui auraient des dimensions approximatives entre 147 et 132 en longueur, mais les exemplaires qu'il figure sont très inclinés; de plus, ses figures manquent de détails, de sorte qu'il est difficile d'identifier les formes figurées.

P. cf. depressum est relativement plus large que *P. oblongum*, avec apicale plus réduite.

Le *P. marinum* de Lindemann s'en rapproche assez, mais il est de forme plus élégante; la symétrie de l'épithèque dessinée en vue apicale par Lindemann est aussi frappante et ne correspond pas à ce que présentent mes exemplaires. L'affinité de l'espèce de Lindemann avec *P. depressum* est cependant évidente (voir la ressemblance des figures de Lindemann avec celles de Mangin); elle est en revanche plus éloignée de *P. divergens*.

Une forme beaucoup plus grossière fut nommée *P. depressum* var. *antarctica* (Karsten) par Matzenauer. Il est évident que les deux espèces, *P. antarcticum* Karsten et *P. depressum* Bailey sont apparentées, mais je ne les crois pas conspécifiques. D'ailleurs, la forme appelée var. *antarctica* par Matzenauer présente des différences marquées avec *P. antarcticum* de Karsten, et l'éloignement des habitats fait cette assimilation encore plus douteuse.

A première vue, mon *P. antarcticum* rappelle beaucoup mon *P. cf. depressum*, mais il en diffère par sa plus grande taille (L. 180—190 μ). De plus, il est plus grêle, à corne apicale plus distincte, antapicales plus inégales et plus séparées; 4^e plus asymétrique; la plupart des plaques épithécales sont très semblables, mais il n'en est pas de même pour les sulcales. Les latérales sont plus étroites, plus longues (sulcus moins profond); la gauche a une forme plus ou moins en L, tandis que celle de *P. depressum* est plus ou moins trapézoïdale et n'a pas de pointillé caractéristique. C'est aussi le cas de la sulcale droite. Le bord

concave du *P. cf. depressum* est notamment renforcé. La sulcale antérieure du même *Peridinium* est beaucoup moins grêle, à courbes plus brusques, et dans l'ensemble de forme différente. Sulcale postérieure vue d'en haut plus ouverte et plus large.

P. obtusum Karsten

(Planche III)

Espèce de taille moyenne, ortho-hexa, se rapprochant à quadra ou à penta. Forme pentagonale, sans corne apicale. Antapicales réduites, à peu près égales, se terminant par une épine. Cavozone plus ou moins circulaire. Cingulum très incliné vers la région ventrale. En vue latérale, il est presque rectangulaire à côtés peu courbés. Epithèque conique. *1'* rhomboïdale asymétrique, cette asymétrie de la plaque *1'*, très constante, est un de ses caractères les plus frappants. Triangle supérieur beaucoup plus réduit que l'inférieur, à apex assez aigu, correspondant au sillon apical étroit. Triangle inférieur à apex large et concave. Si nous unissons les centres des deux apex, le supérieur et l'inférieur, le rhombe est divisé en 2 parties inégales elles aussi, car la partie droite est plus grande. Bord supérieur droit plus rectiligne que le gauche. Le bord inférieur droit commence en haut par une convexité, presque inexistante au côté gauche.

1'' et *7''* trapézoïdales. En général, *1''* est plus haute et surtout plus étroite qu' *7''*. *2'* et *4'* relativement courtes, surtout *2'*; elles délimitent un sillon apical un peu incliné à droite et assez long. *2a* courte et assez haute, hexagonale, à arêtes courtes pour *2''* et *5''*. *3'* pentagonale et tronquée (hexagonale), généralement à angles externes très marqués, pointus. *3'''* longue et basse. *5'''* presque triangulaire, descendant beaucoup plus que *1'''* et arrivant jusqu'aux environs de la naissance de l'épine antapicale. *1'''* est en revanche plus ou moins quadrangulaire et dépasse de très peu la moitié du sulcus.

Les plaques sont parcourues par des stries longitudinales sinueuses très caractéristiques, d'épaisseur inégale et se résolvant parfois partiellement en points. C'est surtout visible dans *1'* qui est la moins striée des plaques épithécales. Des hypothécales, les dorsales supérieures sont les plus striées.

Cingulum large, plus large à gauche dans la région ventrale. *C.d.* et *C.i.* subégales. Ailettes très réduites. Plaque de transition très inclinée vers le dos, assez grande quoique cela n'apparaisse pas *in situ* par suite de l'obliquité.

S.a. très large et courte, compliquée, à forts rebords; la partie dressée beaucoup plus petite que l'antérieure. *In situ* elle a un contour presque droit, pas en S italique. *S.d.* très large à apophyse antérieure très effilée, à petit bord antérieur presque droit et à bords latéraux concaves, dont le ventral est plus court et courbé. Bord ventral du corps légèrement convexe. Bord posté-

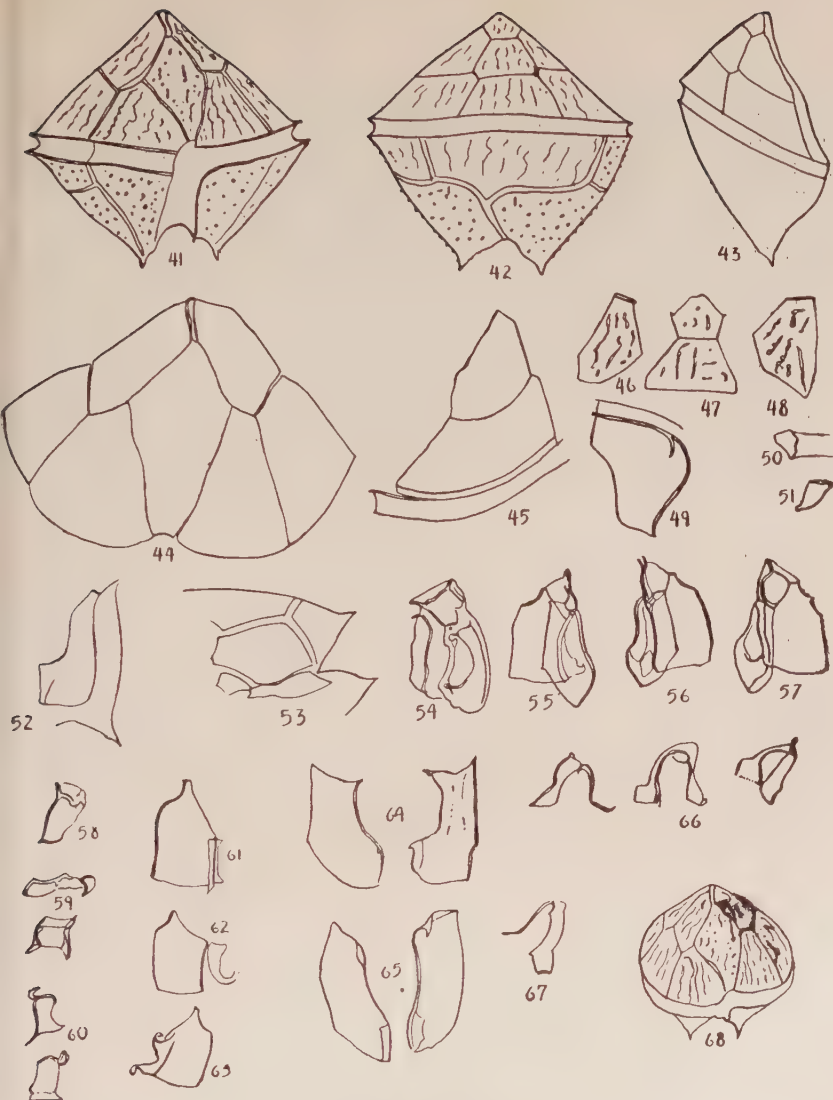


PLANCHE III

Peridinium obtusum

Fig. 41: Vue ventrale. — Fig. 42: Vue dorsale. — Fig. 43: Côté droit.
 — Fig. 44: Plaques 1', 2', 4', 1'', 2'', 6'' et 7''. — Fig. 45: 3'', 1a et
 partie de la cingulaire dorsale. — Fig. 46: 1a. — Fig. 47: 2a et 3'. —
 Fig. 48: 3a. — Fig. 49: 1'''. — Fig. 50: Extrémité de la C.i. avec la
 plaque de transition. — Fig. 51: Plaque de transition. — Fig. 52: Ubi-
 cation des sulcales vues par transparence. — Fig. 53: Sulcales en disso-
 ciation vues du côté dorsal. — Fig. 54—57 Sulcales isolés, en différen-
 tes positions. — Fig. 58—60: S.a., différentes positions. — Fig. 61: S.d. — Fig.
 62—63: S.d., avec S.m.? — Fig. 64—65: Différents aspects de la S.i. —
 Fig. 66—67: S.p. — Fig. 68: Individu incliné.

(41—43: $\times 500$ les autres, grossissement indéterminé.)

rieur presque droit, faisant des angles de 90° environ aux points d'intersection du dorsal et du ventral. Celui-ci généralement un peu concave, mais formant une légère convexité vers l'extrémité postérieure; il est renforcé et garni en outre d'une ailette hyaline convexe. Sulcale moyenne très hyaline, amorphe, fortement tordue, convexe vers le ventre. *S.p.* en forme de fer à cheval, à extrémités très élargies. Cette plaque est sculptée, ce qui n'est pas un caractère commun.

Sulcale gauche en forme d'un L, comme c'est le cas général aussi dans les autres espèces. Côté antérieur un peu concave, se terminant en deux pointes dont la dorsale est fortement tordue en dedans. Côté postéro-dorsal plié aussi vers la *S.d.* avec laquelle il s'articule. Comme la *S.d.* est aussi fortement concave vers le plan sagittal, toutes les deux forment une espèce d'arcade (fig. 57).

Dimensions: Longueur 72—80 μ , transdiamètre 71—75 μ , hauteur du cingulum 4,5—5 μ .

Mes exemplaires s'accordent nettement avec ceux de Karsten et quoique cet auteur donne seulement le dessin d'un individu très oblique, celui qui a pu voir des spécimens authentiques de cette espèce peut facilement constater que les nombreuses citations de *P. obtusum* trouvées dans la littérature sont inexactes. *P. obtusum* est facile à reconnaître et, tant à Atlantida qu'à Quequén (Argentine, $38^\circ 30'$ S.) il varie très peu. Le manque de corne apicale, sa forme quadrangulaire, l'inclinaison du cingulum, les stries très caractéristiques et l'asymétrie de *I'*, sont les caractères rendant sa détermination facile.

A cause de l'orientation du cingulum, on voit que presque tous les exemplaires sont inclinés, et dans ces cas la ressemblance avec la figure de Karsten est remarquable. Les exemplaires trouvés dans les mers d'Europe et étiquetés *P. obtusum* ne doivent pas porter ce nom. C'est p. ex. le cas de *P. obtusum* de Lebour et de Schiller. Le premier a été désigné par Paulsen sous le nom de *P. marielebouri*, et je crois que ce nom doit être appliqué à la forme de Schiller.

Il me semble aussi que cette espèce a été confondue avec *P. punctulatum*. Matzenauer donne comme synonyme douteux de *P. obtusum* Karsten: *P. leonis* Pavillard. Il s'agit cependant de deux espèces distinctes.

P. punctulatum Paulsen
(Planche IV, fig. 69—90)

Petite espèce, trapue, à apicale très courte, antapicales réduites à des épines. Ortho-penta, mais la tabulation dorsale est variable: je possède 2 échantillons contenant des *P. punctulatum* hexa. Néanmoins, ceux-ci montrent encore une tendance à l'asymétrie de la plaque 2a. Cavozone circulaire. Cuirasse forte et compacte, couverte de petites épines ou granulations unies par une maille

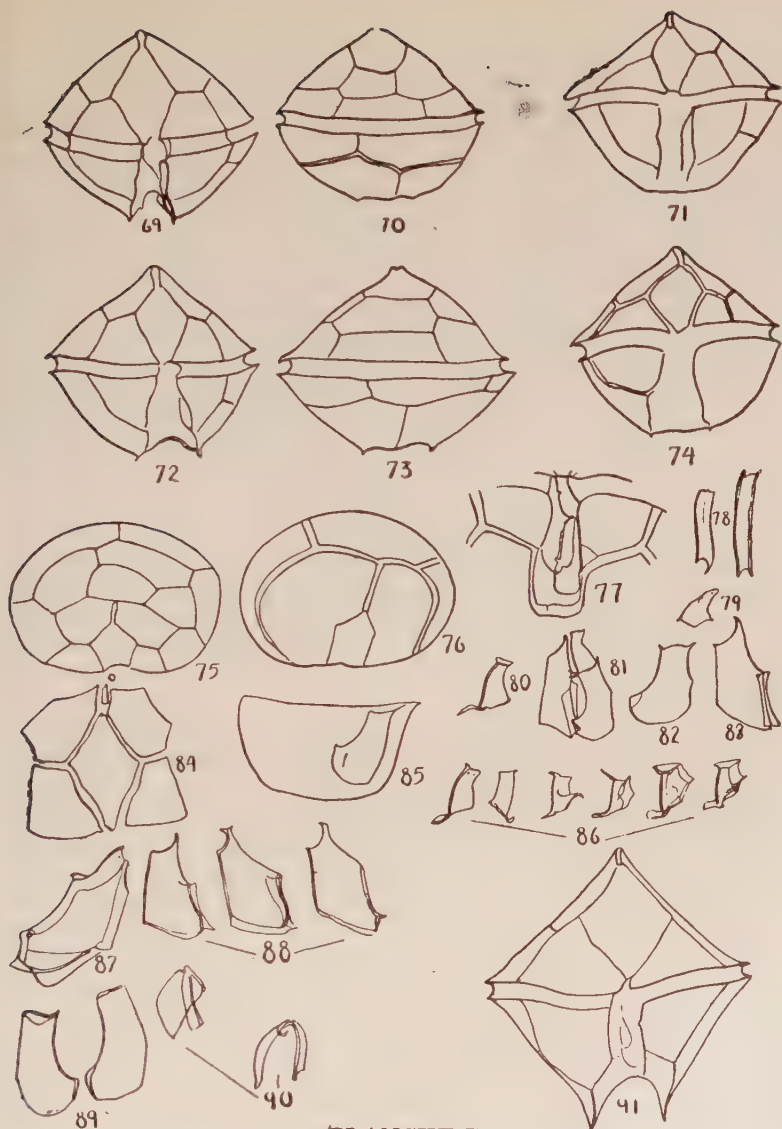


PLANCHE IV

Figures 69—90: *Peridinium punctulatum*

Fig. 69: Exemplaire penta, vue ventrale. — Fig. 70: Vue dorsale. — Fig. 71: Un autre, avec l'hypothèque plus dressée. — Fig. 72—74: Exemplaires hexa, mêmes positions. — Fig. 75: Vue apicale d'un exemplaire hexa. — Fig. 76: Vue antapicale. — Fig. 77: Région sulcale. — Fig. 78: Cingulaires ventrales. — Fig. 79: Transitionnelle. — Fig. 80: S.a. — Fig. 81: Sulcales. — Fig. 82: S.i. — Fig. 83: S. d. du même individu. — Fig. 84: 1', 2', 4', 1'', 7'', annulaire apicale et petite plaque de la gouttière. — Fig. 85: Région sulcale „in situ” vue du côté droit. — Fig. 86: S.a. — Fig. 87: S.i., S.d. et S.p. — Fig. 88: S.d. — Fig. 89: S.i. — Fig. 90: S.p. (Fig. 72—82 hexa, les autres penta.)

Fig. 91: *Peridinium leonis* (vue ventrale)

Fig. 69—76 et 91: $\times 500$.

réticulée très déliée. Très peu aplatie dorso-ventralement. Ailettes cingulaires très peu développées, chez quelques individus la postérieure étant seulement le rebord de l'hypothèque. Contour frontal hypothécal presque semi-circulaire, chez quelques spécimens plus élargi que l'épithécal. 1' plus ou moins symétrique, large, à triangle inférieur qui est, contrairement à celui de l'espèce précédente, un peu plus court que le supérieur et largement tronqué. 1'' et 7'' très peu différenciés, 7'' un peu plus large et parfois aussi plus basse. Gouttière apicale bien formée avec dilatation assez distincte. 3' pentagonale très grande par rapport à la taille de l'individu. 4' assez longue, quadrangulaire ou pentagonale. 2a penta ou hexa, presque toujours plus haute à gauche. 1''' et 5''' à peu près égales et trapézoïdales, presque triangulaires, larges, finissant au même niveau. 2''' et 4''' quadrangulaires allongées et étroites. 3''' pentagonale très large, asymétrique, à arête articulaire plus large pour 2''' que pour 1'''.

Cingulum assez large. Sulcus large et très profond.

Cingulaire ventrale droite plus longue que la gauche. Transitionale triangulaire curviligne irrégulière à sommet recourbé en bas. S.a. de longueur moyenne, large, presque rectiligne *in situ* mais inclinée vers le côté gauche; angle inférieur droit plus bas et pointu; angle gauche se prolongeant sur son côté et supportant la portion perpendiculaire.

S.i. en forme d'un L, mais très courbée, se rapprochant davantage d'un J avec branche postérieure très large. S.d. de même forme que dans l'espèce précédente mais plus étroite et effilée en haut, avec bord dorsal plus court. S.p. en fer à cheval à branche droite beaucoup plus large que la gauche, sans sculptures. Quant aux autres, je n'ai pu les distinguer avec certitude.

Dimensions: Longueur (sans épines) 50—60 μ ; transdiamètre, au fond du sillon, 53—58 μ , externe 62,5—68 μ ; diamètre dorso-ventral 56—56 μ ; hauteur de l'épithèque 28—32 μ environ.

Comme Peters l'a déjà souligné, la distinction de cette espèce de *P. subinermis* est douteuse, et, suivant Paulsen, Lindemann les a confondues. Paulsen ajoute que *P. subinermis* est hexa tandis que *P. punctulatum* est penta. J'ai cependant des exemplaires présentant les deux caractères et je n'ai pu trouver d'autres caractères suffisants pour une distinction spécifique, sauf peut-être la forme du sulcus, plus large et carré dans les hexa. Quant à l'affirmation de Paulsen, que *P. punctulatum* est plus aplati et dépourvu d'épines antapicales, je dois dire que mes exemplaires en portent de très petites dépendantes du sulcus dont elles seraient indépendantes dans *P. subinermis* typique selon la figure donnée par l'auteur cité (19). Le *P. punctulatum* de Mangin est quadra et celui figuré par Lindemann est penta. En somme, espèce douteuse qu'il faudrait revoir. Abondante dans plusieurs échantillons d'Atlantida.

P. pentagonum Gran
(Planche V, fig. 92—110)

Grande et belle espèce, ortho-hexa, cavozone sinistrogire, à sillon transversal assez descendant. Forme pentagonale large à très fort aplatissement dorsoventral, progressivement atténué vers le haut, mais ne formant pas de véritable corne apicale. Épithèque à côté gauche légèrement convexe, droit rectiligne ou un peu concave. Antapicales courtes munies d'une épine. Région ventrale très bien définie (fig. 94, 95). Plaque 1' rhomboïdale très large, courte, assez asymétrique. Cette asymétrie est visible dans le vertex supérieur renforcé et plus haut à droite, à cause de la forte inclinaison à gauche de la gouttière apicale. La marge inférieure droite de 1' est plus longue que la gauche, en rapport avec la taille de 7'' plus grande que 1''.

Paires 2'—2'' et 4'—6'' à forme très constante, étant allongées et rétrécies, à bords ventraux et dorsaux à peine divergents en bas; en outre, les bords ventraux forment à peu près une seule ligne plus concave en avant du côté gauche; les bords dorsaux forment une ligne un peu cassée mais sans saillies prononcées.

2a à peine hexagonale ou quadra, grande; 3' pentagonale courte et large.

Dans l'hypothèque, le caractère le plus saillant est fourni par le sulcus qui est court, formant une sorte de J n'atteignant pas la marge inférieure. Antapicales très séparées. 5''' beaucoup plus large que 1'''. Cingulaires striées; ventrale gauche plus longue que la droite; les deux à extrémités internes fortement courbées vers le dos. Le cingulum présente des angles latéraux très marqués, ce qui permet de distinguer deux arcs, un postérieur et un antérieur, tous les deux concaves vers la face ventrale. La moitié gauche de l'arc antérieur vue de devant (face ventrale) est sinueuse et s'avance sur la droite.

Région sulcale présentant des particularités intéressantes. *S.a.* se prolonge au-delà du cingulum formant dans l'épithèque une échancrure inclinée d'abord à droite et formant ensuite un angle aigu à gauche et un peu vers le haut. Un examen attentif montre que le „bec" de gauche est dû à un espace articulaire entre *S.a.*, 1' et 1''. Désarticulée, la *S.a.* est courte, assez large à branche postérieure perpendiculaire très réduite. *S.i.* du type courant dans le genre, assez variable suivant sa position, fortement concave vers la *S.a.*; les bords concave et postérodorsal sont tordus vers la *S.d.*

S.d. très compliquée et difficile à étudier. C'est une plaque étroite dont la forme, sans ailes, est représentée schématiquement par la fig. 109. Vers son tiers postérieur, elle possède une proéminence importante. Sur le devant, son bord supporte une ailette hyaline. L'ensemble de la plaque est tordu en hélice. Une aile hyaline est insérée sur la plaque, grande et bombée, en coque

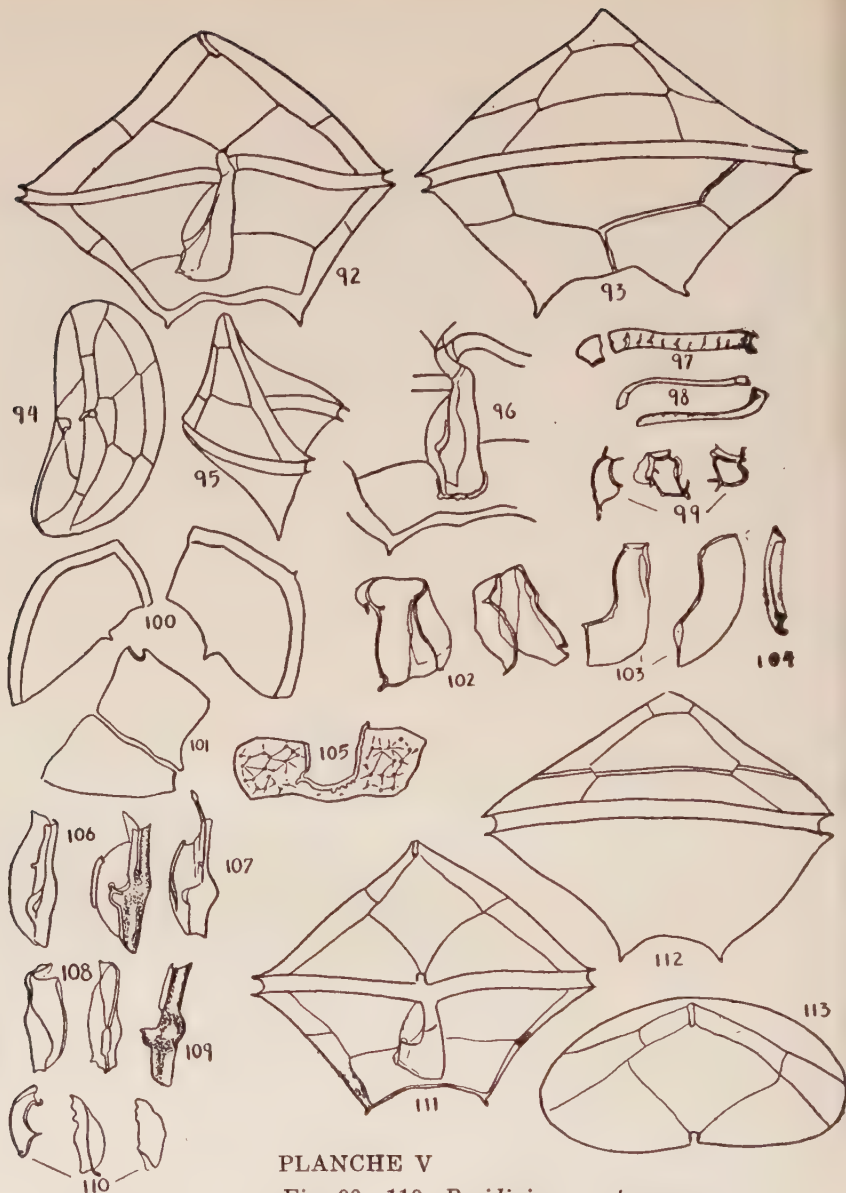


PLANCHE V

Fig. 90—110: *Peridinium pentagonum*

Fig. 92: Vue ventrale. — Fig. 93: vue dorsale. — Fig. 94: Vue apicale. — Fig. 95: Vue du côté droit. — Fig. 96: Région sulcale. — Fig. 97: Cingulaire gauche et de transition. — Fig. 98: Cingulaires ventrales, vues de profil. — Fig. 99: Trois aspects de la S.a. — Fig. 100: 1''' et 2'''. — Fig. 101: 1' et 7''. — Fig. 102: Ensemble des sulcales gauche et droite, deux positions. — Fig. 103: S.i. deux positions. — Fig. 104: La même, de profil. — Fig. 105: S.p. — Fig. 106—108: Cinq aspects de la S.d. (avec la S.m.?). — Fig. 109: Schéma de la S.d. sans la partie hyaline. — Fig. 110: S.m. (?) incomplète.

Fig. 111—113: *Peridinium pentagonoides*

Fig. 111: Vue ventrale. — Fig. 112: Vue dorsale. — Fig. 113: Vue de l'épithèque oblique.

(Fig. 92, 93, 111—113: $\times 500$; les autres grossissement indéterminé.)

ou en coupole à convexité droite, renforcée au sommet; elle se prolonge en avant.

S.p. en forme de double hache (deux haches avec le tranchant en haut et unies par leurs manches courts). Branche gauche plus étroite et plus haute. Concavité renforcée par un fort rebord à denticulations postérieures.

Epi et hypothèque couvertes d'une réticulation très fine.

Dimensions très variables. Longueur totale 74—108 μ ; trans-diamètre (au fond du sillon) 82—120 μ (un seul exemplaire moins de 90 μ); diamètre dorsoventral mesuré dans sa partie moyenne, 51—60 μ ; distance entre les épines antapicales 32—40 μ ; hauteur de l'hypothèque au centre de l'échancrure postérieure 35—42 μ ; pour la longueur totale il faut ajouter 11—15 μ ; hauteur du cingulum 6—6,5 μ ; dimensions d'un exemplaire typique: L. 86,5 μ ; Trd. 105 μ ; dorsale de l'hypothèque 35,5—36 μ ; distance entre antapicales 40 μ ; longueur des épines 4,2 μ .

Cette espèce présente une profonde modification de la zone sulcale qui s'aplatit et paraît être au niveau de l'hypothèque. Par conséquent, les plaques *S.d.* et *S.i.* perdent leur orientation primitive. La gauche, au lieu d'avoir sa concavité vers le dos, se dirige à droite.

La *S.d.* est plus modifiée et très différente de celle des autres espèces. Elle supporte, comme dit plus haut, une structure hyaline grande et bombée. J'ai essayé d'analyser cet ensemble, mais il est presque impossible d'en isoler les composantes; je n'ai pu isoler la structure hyaline que dans un seul cas, et encore en la brisant. Cette structure, qui envahit le côté droit de l'hypothèque, semble représenter la plaque sulcale moyenne qui a acquis une articulation compliquée avec *S.d.*, y étant presque soudée. Le renforcement de sa surface dorsale serait la sulcale dorsale.

La *S.p.* est très grande, placée au niveau des antapicales, s'articulant aux 1''' et 5'''. Elle se trouve dans la position occupée dans les autres espèces par les plaques 1'''' et 2''', c'est à dire les antapicales, lesquelles sont ici déplacées de leur position dorsale. La ressemblance de *S.p.* aux hypothécales est plus marquée par suite du fait que la sculpture est ici la même que celle des plaques en général, c'est à dire une réticulation très mince à noeuds renforcés. Une étude comparative pourrait seule en révéler l'origine, autrement on croirait avoir devant soi une espèce possédant une hypothécale de plus. Cette structure fait que le sulcus semble ne point atteindre le bord antapical. Notre *P. pentagonum* a des affinités évidentes avec *P. latissimum* de Matzenauer qui n'en serait qu'une forme; ce *P. latissimum* n'est pas l'espèce de Kofoid, celle-ci étant „para”.

P. pentagonoides n. sp.

(Planche V, fig. 111—113; Planche V,I fig. 114—130)

Espèce se rapprochant de la précédente par sa forme et ses

dimensions, mais meta-hexa se rapprochant de quadra; cavozone sinistrogire, à cingulum peu déplacé. Forme pentagonale large, aplatie dorsoventralement, atténuée en haut, mais ne formant pas de corne apicale. Antapicales réduites terminées par une épine. L'épithèque vue de face a un contour un peu plus convexe que chez *P. pentagonum*. Région ventrale peu déprimée par rapport aux côtés. Angles externes distincts mais moins marqués. 1' rhombique large, meta, articulée avec 6''. Gouttière apicale inclinée à gauche mais influençant peu la plaque 1'. Les autres épithécales sont très semblables à celles du *P. pentagonum*.

Cingulum à légère descente à droite, ne présentant pas à gauche d'ondulation de la face antérieure. C.d. un peu plus courte que C.i. 1''' et 5''' moins différentes.

Région sulcale à aspect général comme dans l'antérieure, mais à angle postérieur gauche très prononcé.

S.a. se prolonge au-delà du cingulum formant sur l'épithèque une échancrure presque quadrangulaire ou semi-elliptique, de longueur et épaisseur moyennes. S.i. en forme d'un J à concavité („bord dorsal") dirigée à droite; bord antérieur à angles marqués et formant deux petites épines.

S.d. compliquée, comme dans l'espèce précédente unie à la S.m. qui est grande et bombée mais sculptée en aréoles. Cette plaque est la continuation au dedans de 5''' et fait par conséquent partie de l'hypothèque. Thèque aréolée mais à réticulation nettement plus forte et plus grossière que celle du *P. pentagonum*.

Dimensions: Longueur totale 75—85 μ ; transdiamètre 87—95 μ ; distance entre les antapicales 32—38 μ .

La forme de cette espèce est très semblable à celle de *P. pentagonum* avec lequel elle peut être facilement confondue. Les sutures sont très minces et peu visibles; la forme de la carapace rend encore plus difficile l'étude de la tabulation ventrale. Malgré leur ressemblance superficielle, on peut distinguer ces deux espèces relativement facilement. *P. pentagonoides* est généralement plus petit, il n'a pas d'angles externes si tranchants, il est moins aplati dorsoventralement. Le cingulum est de forme plus régulière et les antapicales sont un peu moins séparées. Il n'est pas „ortho" mais „meta". Les sulcales sont assez différentes: la S.a. est nettement plus longue et plus étroite et ne forme pas dans l'épithèque d'angle aigu caractéristique. Les S.m. sont très différentes. *P. pentagonoides* se différencie nettement des autres espèces étudiées jusqu'ici par la présence de sculpture sur cette plaque. Il se distingue aussi par sa sculpture plus marquée.

P. pentagonoides a probablement été confondu par plusieurs auteurs avec *P. pentagonum*. *P. pentagonum* fa. *depressum* figuré par Abé (1) est tout à fait semblable. D'ailleurs, l'auteur japonais n'a pas pu distinguer la tabulation ventrale, ce qui est en rapport avec la difficulté signalée ci-dessus. La forme géné-

rale, ainsi que celle du cingulum et du sulcus, et la vue apicale, sont identiques, et il y a aussi concordance dans les dimensions. Etant donné que les noms *P. depressum* et *P. abei* sont préoccupés, il fallait un nouveau nom à cette espèce, et je propose celui de *P. pentagonoides* rappelant *P. pentagonum* avec lequel elle a tant d'affinités, malgré la tabulation différente.

Elle a une certaine ressemblance avec *P. crassipes* qui appartient également au groupe meta; mais notre espèce est „para” droite tandis que celle de Kofoïd est „para” gauche.

P. conicum Gran

(Planche VI, fig. 131—142)

Espèce assez grande, ortho-hexa, cavozone circulaire, rhomboidale en vue latérale. Epithèque et surtout hypothèque hautes. Sans apicale. Antapicales très bien développées, à peu près parallèles, assez proches l'une de l'autre, chacune terminée par une petite épine. Gouttière apicale sans déviation marquée.

Plaque 1' rhombique large avec une petite échancrure antérieure et une autre dans l'angle opposé, celle-ci plus grande, asymétrique; triangle supérieur beaucoup plus développé que l'inférieur. 1'' et 7'' subégales. 2' et 4' très allongées. 2'' quadrangulaire étroite, s'élargissant peu à peu en arrière, 4' pareille mais pentagonale allongée, ayant antérieurement 2 petites arêtes convergentes. Plaque annulaire apicale presque toujours plus intimement liée à 4' qu'à 2', anguleuse. 3a haute, hexa presque quadra, l'existence d'individus „quadra” étant probable.

Cingulaires ventrales subégales, la droite un peu plus longue que la gauche.

Hypothèque à sulcus profond. 1''' et 2''' peu développées du côté ventral; en s'articulant avec la S.p. elles forment une arête tranchante assez caractéristique, dans la face ventrale des antapicales.

Plaque de transition assez grande. S.a. assez courte et large.

S.i. en forme d'un J. Bord antérieur concave renforcé, à angle dorsal saillant. Bord dorsal concave régulier, un peu courbé en dedans.

S.d. très large en arrière, éfilée en avant où elle porte un processus tronqué, un peu tordu et à marges dorsale et ventrale concaves, la première étant plus courte. Bord dorsal du „corps” rectiligne ou un peu concave, peu renforcé; bord postérieur convexe en général; bord ventral concave, renforcé et garni d'une ailette hyaline à extrémités dressées.

S.p. en forme d'un C couché, asymétrique. Concavité avec une échancrure. Partie moyenne très étroite, latérales larges. Branche gauche à peu près quadrangulaire. Branche droite à angle dorsal très proéminent. Côtés internes et externes très convergents, unis par une petite arête rectiligne.

Dimensions: Espèce très variable. Longueur 67,5—105 μ ;

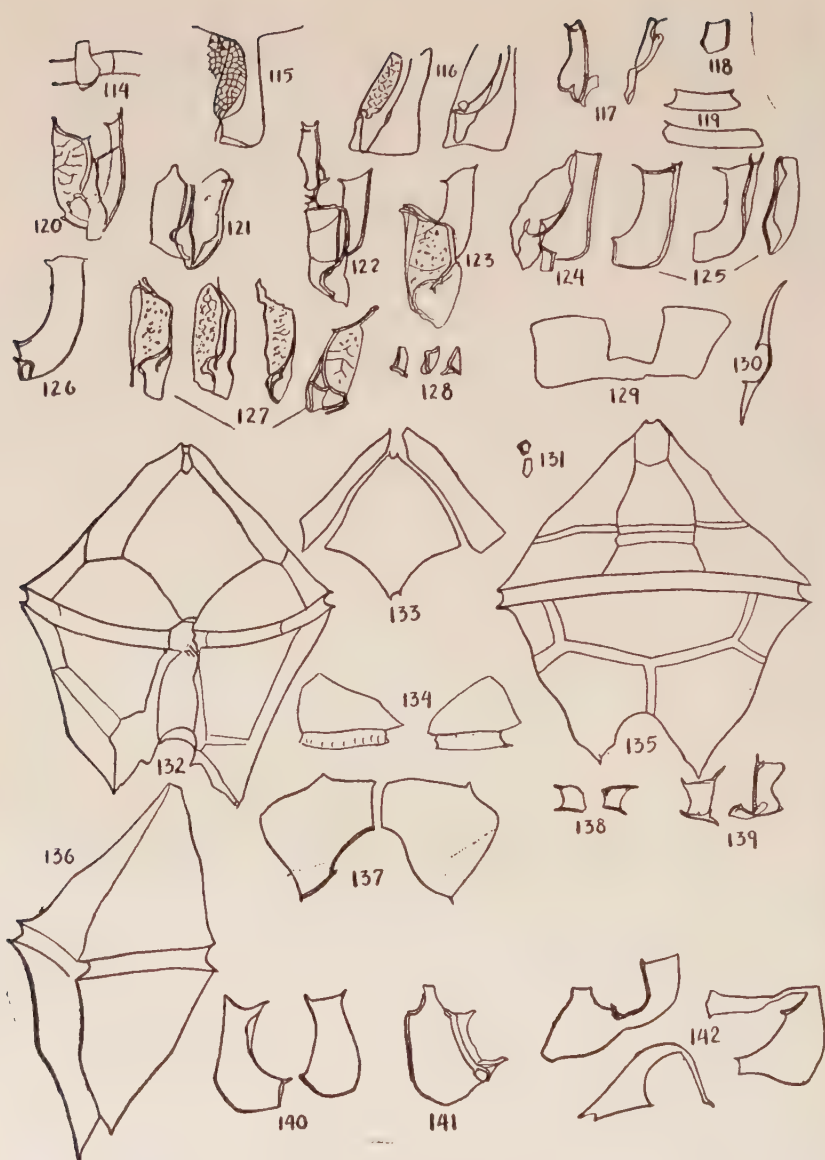


PLANCHE VI

Fig. 114—130: *Peridinium pentagonoides*

Fig. 114: S.a. et plaque de transition „in situ”. — Fig. 115—116: Trois aspects de la région sulcale. — Fig. 117: S.a. en deux positions. — Fig. 118: Plaque de transition. — Fig. 119: Cingulaires ventrales. — Fig. 120—121: S.i. et S.d. — Fig. 122: S.i., S.d., et S.a. — Fig. 123: Les mêmes sans la S.a. — Fig. 124: S.i., S.d. et petite plaque postérieure. — Fig. 125:

transdiamètre 59,5—89,5 μ ; hauteur de l'épithèque (ventrale) 52—55 μ dans les exemplaires mesurés; distance entre les antapicales (peu d'exemplaires mesurés) 35—38 μ .

Les individus „normaux” ont une longueur de plus de 80 μ , mais j'ai trouvé plusieurs „nains”, ayant du reste tous les caractères des autres.

Cette espèce paraît être souvent confondue avec *P. pentagonum*, à en juger d'après les comparaisons détaillées faites par quelques auteurs. Néanmoins, la ressemblance est plutôt vague, à tel point que je ne vois pas la nécessité d'insister davantage sur leurs caractères distinctifs.

P. leonis Pavillard a une certaine ressemblance avec *P. conicum*. J'ai trouvé dans un seul échantillon, daté mi-février, un exemplaire pouvant être rapproché de l'espèce citée. La forme en est intermédiaire entre *P. conicum* et *P. pentagonum*; le contour de l'épithèque et la forme du cingulum se rapprochent davantage de ceux de la dernière, d'autant plus que le cingulum possède l'échancrure typique de *P. pentagonum*, mais l'hypothèque et le sulcus sont très différents et plus semblables à ceux de *P. conicum*, ayant cependant un contour très différent. 1' est plus étroite que dans *P. pentagonum* et *P. conicum*.

Conclusion.

La difficulté de différentiation des espèces de *Peridinium* rend de plus en plus nécessaires des diagnoses précises, l'étude détaillée de la tabulation et surtout de la zone sulcale, ainsi qu'une rédescription minutieuse des espèces connues. Il faut abandonner les diagnoses trop simplistes, souvent rencontrées, d'espèces et variétés, ne comprenant qu'une courte description, un schéma du contour, et sans indication de la tabulation ou avec simple indication de la section dont fait partie la forme.

Trois aspects de la S.i. — Fig. 126: La même d'un autre individu, avec la petite plaque postérieure. — Fig. 27: S.d. (avec la S.m.?) en différentes positions. — Fig. 128: Petite plaque postérieure. — Fig. 129: S.p. — Fig. 130: la même vue d'en bas.

Fig. 131—142: *Peridinium conicum*

Fig. 131: Petite plaque apicale et petite plaque de la gouttière. — Fig. 132: *P. conicum*, vue ventrale. — Fig. 133: 1', 2', et 4'. — Fig. 134: 7'' et 1'' avec les cingulaires ventrales (un peu inclinées). — Fig. 135: *P. conicum*, face dorsale. — Fig. 136: Vue gauche. — Fig. 137: 1''' et 2''''. — Fig. 138: Plaque de transition. — Fig. 139: Deux aspects de la S.a. — Fig. 140: Deux positions de la S.i. — Fig. 141: S.d. — Fig. 142: S.p. en différentes positions.

(Fig. 132, 135 et 136: $\times 500$; les autres grossissement indéterminé.)

Resumo en Esperanto.

La aŭtoro donas tre precizajn diagnozojn de jam konataj specioj: *Peridinium punctulatum*, *P. conicum*, *P. obtusum* kaj *P. pentagonum*, de unu nova: *P. pentagonoides* kaj de alia kies nomo estas duba sed kiu estas tre simila — au la sama — al *P. depressum*. La tabuletoj de la karapaco estas zorge studitaj kaj ĉefe tiuj de la „sulcus”. Oni indikas la parencecon de la specioj *P. antarcticum* kaj *P. cf. depressum* sed signalante samtempe la diferencojn notebaj ĉefe en la sulkusaj tabuletoj. Oni signalas la erarojn de la plej multaj el la aŭtoroj kiuj donis la nomon *P. obtusum* al ekzempleroj kiuj evidente ne apartenas al ĉi tiu specio. *P. punctulatum* montriĝas tre proksima al *P. subinermis* kaj laŭŝajne povas esti „penta” au „hexa”, kvankam inter ili estas aliaj tre malgrandaj diferencoj. *P. pentagonoides*, tre simila laŭ formo al *P. pentagonum*, distingiĝas per la tabuletoj de la epiteko kaj de la sulkuso. Ambaŭ specioj havas tre komplikan dekstran sulkusan tabuleton, laŭŝajne kun kunkreskinta meza sulkusa tabuleto.

Estas substrekitaj la neceso de zorgaj diagnozoj kaj studo de la sulkuso.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- 1) ABÉ, T. H. 1927. — Notes on the Protozoan Fauna of Mutsu Bay. I. Peridiniales. — *The Science Reports of the Tohoku Imperial University. 4th. Ser. Biology*. Vol. II (4) — Sendai.
- 2) BALECH, E. 1947. — Contribución al Conocimiento del Plancton Antártico-Plancton del Mar de Bellingshausen. — *Physis*. XX pp. 75—91.
- 3) BÖHM, A. 1936. — Dinoflagellates of the coastal waters of the Western Pacific. — *Bernice P. Bishop Museum. Bull.* 137.
- 4) BROCH, H. 1910. — Die Peridinium-Arten des Nordhafens (Val di Bora) bei Rovigno im Jahre 1909. — *Archiv f. Protistenkunde*.
- 5) CONRAD, W. 1926. — Recherches sur les flagellates de nos eaux saumâtres (1ere Partie) Dinoflagellates. — *Archiv f. Protistenkunde* 55 pp. 63—100.
- 6) KARSTEN, G. 1905. — Das Phytoplankton des Antarktischen Meeres. — *Wissensch. Ergebn. der Deutschen Tiefsee-Exped.* II (2) .
- 7) ——— 1906. — Das Phytoplankton des Atlantischen Oceans. *Ibidem*.
- 8) ——— 1907. — Das Indische Phytoplankton. *Ibidem*.
- 9) KOFOID, h. A. 1907. — New Species of Dinoflagellates. — *Bull. of the Mus. of Comparative Zoology at Harvard College*. 50 (6).
- 10) ——— 1907. — Dinoflagellata of the San Diego Region. III. Descriptions of new species. — *University of California Publications-Zoology*. III (13).
- 11) LEBOUR, M. 1925. — The Dinoflagellates of the northern seas. — *Marine Biological Association. Plymouth*.
- 12) LINDEMANN, E. 1924. — Peridineen aus dem goldenen Horn und dem Bosporus. — *Botanisches Archiv*. Berlin. V.
- 13) ——— 1925. — Neuebeobachtungen an den Winterperidinen des Golfes von Neapel. *Ibidem*, IX.

- 14) MANGIN, L. 1911. — Modifications de la cuirasse chez quelques Péridiniens. — *Internat. Revue d. gesamt. Hydrobiol. u. Hydrographie*. IV (1) pp. 44—54.
- 15) ——— 1912. — Phytoplankton de la croisière du René dans L'Atlantique. — *Ann. Ins. océanographique*. IV. Paris.
- 16) MATZENAUER, L. 1933. — Die Dinoflegallaten des indischen Ozeans. — *Bot. Arch.* 35.
- 17) MEUNIER, A. 1919. — Microplankton de la mer flamande. 3ème partie. — *Mémoires du Musée Royal d'Hist. Nat. de Belgique*. VIII (1).
- 18) OKAMURA, K. 1907. — An annotated list of plankton microorganisms of the Japanese coast. *Annotationes Zoologicae Japonenses*, VI (2).
- 19) PAULSEN, O. 1931. — Etudes sur le Microplancton de la mer d'Alboran. — *Trabajos del Instituto Español de Oceanografía*. IV.
- 20) PAVILLARD, J. 1916. — Recherches sur les Péridiniens du Golfe du Lion. — *Trav. de l'Institut de Botanique de l'Université de Montpellier*. Série Mixte IV.
- 21) SCHILLER, J. 1929. — Über eine biologische und hydrographische Untersuchung des oberflächen Wassers im westlichen Mittelmeer im August 1928. — *Botan. Archiv.* 27.
- 22) SCHRÖDER, B. 1911. — Adriatisches Phytoplankton. — *Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Math. naturw. Klasse*, 120, Abt. I.

Metamorphosis of the Chironomidae I

A Description of the Larvae, Pupae and Imagines of some Members of the Genus *Eukiefferiella* (Kieff.); of the Larva of *Orthocladius crassicornis* (Goetgh.) and of the Imago of *Orthocladius flaveolus* (Goetgh.).

by

Dr. M. GOETGHEBUER, Ghent, C. F. HUMPHRIES, Ph.D., University College, Dublin, and A. M. FITZGERALD, M.Sc., University College, Galway.

The stages in the metamorphoses of the species now to be described were worked out during a survey of the Chironomidae of the river Dodder, a tributary of the river Liffey, this survey being carried out by the Zoological Department, University College, Dublin. To date, two regions of the river, as well as one of the adjacent reservoirs at Bohernabreena, have been investigated:- (1) the lower reaches from Ringsend, where the Dodder enters the Liffey and is tidal, to Milltown, by Humphries and M. Gray, M.Sc.; (2) the upper reaches, i.e. the Dodder proper, before and where it by-passes the upper reservoir, and the Slade brook, one of the tributaries in the catchment area; and (3) the upper reservoir itself, by Humphries and FitzGerald. The identification of the imagines, whose descriptions are a feature of this paper, was carried out by Dr. Goetghebuer. All the drawings have been executed by Miss FitzGerald, except those of the adults which have been done by Goetghebuer.

The majority of the species now to be described belong to the genus *Eukiefferiella* Kieff., sub-family *Orthocladiinae*, whose larvae and pupae are found usually in well-oxygenated, swift-flowing water of mountain and plain, between moss and algae, and less frequently, free or unprotected, on the under surface of submerged stones. Thienemann (1936) describes the characters of the larvae and pupae of the genus as follows:—

“*Larva*. Length 3—7 mm. Colour white, greenish, pale violet, dark violet, brownish with patches of violet or deep blue. Abdominal segments with or without long hairs. Preanal dorsal tubercle usually one and a half times as high as broad. At the anal edge of the anal segment, two dorsal, two lateral, one on either side, and two ventral hairs. The length of these hairs varies according to the species. The four anal gills are short and blunt. Head, seen from above, narrow; the greatest breadth near the

posterior margin but narrowing greatly towards the anterior end. Antenna as long as or somewhat shorter than the mandible. Basal segment slightly concave to the outside and from one and a half to twice as long as the sum of the remaining segments. A fine, forwardly directed hair, which springs from a slight indentation, is found half or two thirds the way up the basal segment. Except in *E. cyanea* Th., a laterally placed, obliquely inclined hair is found at the base of the basal segment. Ring organ is basally situated. Lauterborn's organ as long as or shorter than the second end-segment. Either two shovel-shaped hairs or two single hairs are found on the frontal line of the labrum. (In a larva, found at Partenkirchen (Thienemann, 1936) and the river Liffey (Humphries and Frost, 1937) these hairs are split in a fork-like manner). Mandible has four teeth and the basal, colourless part may either be provided with a smooth edge, with small teeth or with long hair-like teeth." Thienemann adds "While the pupae of this genus are easily recognised from those of all other Orthocladians, the larvae are extremely difficult to identify."

"*Pupa*. Length 2—5 mm. Prothoracic horn dark brown in colour with a swollen onion-shaped base. The stalk of the horn may be represented as a more or less long thread. Dorsal armature of the abdominal segments strong, with orally directed hooks on the intersegments, III—IV, IV—V, and V—VI. These may present an unbroken series, or appear as two laterally placed groups. With the exception of *E. cyanea*, anally directed spines are found near the posterior margin of segments II—VIII or I—VII. These may either be present as more or less long spines forming a fairly broad transverse band (*brevicalcar* and *longicalcar* groups); or as a single row of shorter very strong spines (*clypeata* group); or, finally, as two moderately spiny protuberances or Wülste (*discoloripes* group). Transverse rows of smaller spines may also be present on the anterior part of the segments. In addition, both dorsally and laterally placed hairs are found in definite arrangement on the segments. The anal segment carries on each of its lobes three long, strongly curved hairs, while some species carry an additional pair of medianly placed hairs (*E. discoloripes* Goetgh., *E. bavarica* Goetgh., and *E. lobulifera* Goetgh.)."

Eukiefferiella lutethorax nov. sp. Goetghebuer.

Imago. Long 2 mm. Thorax jaune avec des bandes noires; scutellum jaune; abdomen olivâtre; une tache sur les pleures et le mésosternum noirs; pattes jaunes; balanciers jaunâtres. Antennes brisées, pattes à courte pilosité; métatarse antérieure mesurant les deux tiers du tibia; 4e article d'un quart plus court que le 5e; métatarse postérieure à 4e article égal au 5e. Aile hyaline; fourche cubitale (fcu) brièvement distale de r—m; in-

section de m_2 s'opérant une certaine distance de $r-m$; donc sessile. Hypopyge paraissant sans points au 9e tergite; article terminal long, en nacelle; article basal avec un lobe bien apparent (Fig. 1).

Larva. 4 mm. long. Head a deep chocolate brown with mouth parts deepening to black. Thorax a bright yellow colour, apparent to the naked eye. Abdominal segments greenish-yellow. Body covered with stiff brown hairs which are particularly noticeable on the head, the thorax and the posterior abdominal segments; length of those on the thorax and the abdomen about half the length of an abdominal segment. Posterior legs short and stumpy with strong yellow claws. The claws of the prolegs are also yellow in colour, with the proximal claws finely, and the middle claws coarsely, toothed like a comb. (This character up to now was peculiar to *E. cyanea*). Anal gills short and blunt, length about half that of the posterior leg. Preanal dorsal tubercle about as broad as high. Chaetotaxy of the preanal segment:—ventral hair robust and about half the length of the posterior leg; dorsal hair a little shorter than the ventral; lateral about half the length of the dorsal (Fig. 2). Antenna as for the genus (Fig. 3) i.e. ring organ basally situated; depression, with forwardly directed hair, situated about two-thirds the way up the basal segment; ratio of basal segment to the remaining segments 1 : 1 approximately; Lauterborn's organs reach to the end of the second end-segment; antennal hair reaches to the third end-segment. Mandible black in colour carrying on its inner proximal border three long, transparent, finely pointed hair-like teeth (Fig. 4). This feature has already been described for *E. cyanea* and for *E. minor* Edw. of the *longicalcar* group and also for an unidentified species, by Humphries and Frost (1937). Labium (Fig. 5) black in colour consisting of one large central tooth and four small side teeth. Other members of the genus, described by Thienemann (1936), have either five or six lateral teeth. Labrum (Fig. 6) bears on the frontal line two centrally-placed, finely forked hairs. This character has been mentioned by Thienemann (1936), for a larva found at Partenkirchen, and also by Humphries and Frost (1937), for a larva from the river Liffey. Lateral to these are two transparent single hairs which spring from stud-like bases. Dorsal and lateral to these are wart-like papillae with peg-like processes. Ventral to the forked hairs are two single hairs springing from robust, stud-like bases and overhanging the peristome. Lateral to these is an area occupied by many single blade-like hairs. The larva was found frequently in swift-flowing water among moss and algae in the lower reaches and, less frequently, in a similar habitat in the upper reaches of the river.

Pupa. 3 mm. long. Colour of the skin chocolate brown to smoky black. Prothoracic horn with a characteristic base and

sharp pointed stalk (Fig. 7). Ratio of base to stalk 3:1 approximately. The basal part is covered with irregularly distributed, needle-like spines. Thienemann (1936) describes a similar horn from the Diemal, Westphalia, and Humphries and Frost (1937) the same horn from the river Liffey. Abdominal armature appears to be intermediate between *E. brevicar* Kieff., subgroup A, and *E. longicalcar* Kieff. in that the posterior row of spines barely reaches the intersegmental hooks. The latter form an unbroken series and vary from seventeen to twenty-two in number. The tips of the anal lobes often appear granulated (Fig. 8). Anal hairs consist of two brown outer hairs, hooked at the tips, and one inner, paler, more slender and slightly longer, hair. This condition of length however, is subject to slight variation. Anal hairs are shorter in length than the abdominal segment. One stiff hair projects from the corner of the preanal segment. On the ventral surface of abdominal segments III, IV, V, VI and VII, towards the anal edge, patches of very fine chagrin can be seen.

From this description of the larva and pupa it can be seen that there are certain characters which make this species readily identifiable. The characters may be tabulated as follows:—

- Larva.* (1) Yellow coloured thorax.
 (2) Forked hairs on the frontal line.
 (3) Four lateral teeth on the labium.
 (4) The long, thin, inner hairs on the basal part of the mandible, though not peculiar to the species, are characteristic of it.
- Pupa.* (1) Hairy prothoracic horn with very short stalk.
 (2) Anal hairs of unequal thickness.
 (3) Armature of very fine chagrin on the ventral surface of the II, III, IV, V, VI and VII abdominal segments.

Eukiefferiella styliifer nov. sp. Goetghebuer.

Imago. Long 2 mm. Mésonotum jaune avec des bandes noires presque confluentes; scutellum jaune clair; balanciers jaunâtres; mésosternum noir; pattes jaunâtres; tergites abdominaux brun-noirâtre, ventre jaune. Yeux glabres. Palpes de 4 articles, le dernier le plus long; le 3e environ aussi long que le 2e. Antenne (Fig. 9) de 14 articles, le 14e article à peu près de même longueur que les 2—13 articles réunis; l'extrémité du dernier article bulbeux, terminé par un petit stylet. A.R. = 55 : 50. Métatarse antérieur égalant les $\frac{2}{3}$ du tibia, le 5e article un peu plus court que le 4e, les 2 articles terminaux ensemble aussi long que le 3e; crochets grêles et longs, atteignant le tiers de l'article 3e. Au tarse postérieur, le 4e environ aussi long que le 5e. Aile nue; feu un peu distale de r—m, prolongé presque jusqu'au bord

postérieur de l'aile; $r_2 + r_3$ absente; squame? 9e tergite abdominal dépourvu d'épine anale; lobe anal presque à angle droit (Fig. 10).

Larva. 4-5 mm. long. Colour grey to the naked eye but greenish-yellow under the microscope. Short, rather scattered, hairs may be seen on the thorax and on the posterior abdominal segments. Posterior legs very long and quite colourless. This is one of the outstanding characters of the species in which it resembles *E. cyanea*, recorded by Thienemann as a "*Brachydiamesa*" type. Claws on both the posterior and prolegs yellow. Those on the latter are toothed, i.e. the proximal and the median finely, and the distal coarsely - cf. *Euorthocladus* Th.. (The combing here is more pronounced than in *E. lutethorax*). Preanal tubercle darkly chitinised, about as long as broad. Chaetotaxy (Fig. 11) of the preanal segment:—ventral hair about one third the length of the posterior leg; dorsal small and about one third that of the ventral; lateral almost inconspicuous. Head dark brown in colour, with mouth parts deepening to black. Antenna typical with ring organ basally situated (Fig. 12). The basal and the first end-segment light brown in colour. Ratio of the basal to the end-segments 2:1. The depression, from which the fine forwardly directed hair springs, is situated two-thirds the way up the basal segment. Lauterborn's organ as in *E. lutethorax*. Antennal hair reaches nearly to the tip of the third end-segment. Mandible black in colour and slightly shorter than the antenna, ratio 3:4 approximately; it carries on its inner proximal border a series of small saw-like teeth, a feature characteristic of some members of the genus. Labrum (Fig. 13) bears on the frontal line two centrally placed, transparent hairs arising from stud-like bases. On either side of these arise wart-like papillae carrying peg-like processes. Ventral to the centrally placed hairs and nearer to the middle line, lies another pair of slightly smaller, curved hairs which also arise from stud-like bases. Lateral and slightly ventral to these are two stout hairs which extend over the peristome. Lying between the latter are two groups of very fine, irregularly arranged hairs with wide bases — approximately five to each group.

The larva was found frequently in the lower reaches and less frequently in the upper reaches of the river with *E. lutethorax*.

Pupa. 3 mm. long. Colour of the pupal skin varies from smoky grey to light chocolate brown. Prothoracic horn onion-shaped with a relatively short stalk, resembling *E. clypeata* Kieff.; ratio of base to stalk 5:4. Abdominal armature of the *brevicalcar* type, sub-group A (Thienemann 1936, p. 55). The intersegmental hooks vary from seventeen to twenty-four in number, and may either present a broken or an unbroken series. The anal corner of the preanal segment carries three hairs (Fig. 14); the two outer are robust, while the inner is slender and longer than the other two. Ratio of the lengths 10 : 11 : 15. Anal hairs are

strong and dark brown in colour. They are about one and a half times as long as the preanal segment.

The outstanding characteristics of the larva and the pupa of the species are as follows: —

- Larva.* (1) Very long transparent posterior legs.
(2) Irregularly placed minute hairs on the labrum, just dorsal to the peristome.
(3) All the claws on the prolegs combed.

- Pupa.* (1) Horn like *E. clypeata*.
(2) Armature of the *brevicalcar* type, sub-group A.
(3) Three hairs, two robust and one slender, at the corner of the preanal segment.

Eukiefferiella flavipes nov. sp. Goetghebuer.

Imago. Long 3 mm. Pleures et épaules jaunes; face jaune; scapes noirs; palpes et pattes jaunes; mésonotum, une tache sur les pleures, métanotum noir; abdomen vert-noirâtre, les 3 derniers tergites verdâtres; ventre blanchâtre. Antennes à panache noirâtre; articles basaux pas plus longs que larges, les suivants un peu plus longs que larges; A.R. = presque 1 (65 : 54). Palpes normaux, le 2e beaucoup plus long que le 3e; le 4e presque double du 3e. Yeux nus. Pattes antérieures; fémur: tibia: métatarse: deuxième article: 3e : 4e : 5e = 45 : 43 : 30 : 21 : 17 : 11 : 10; A.R. = 0.65 environ; au tarse postérieur, le 4e article n'est qu'un peu plus court que le 5e; tarse antérieur dépourvu de longues soies, le postérieur garni de longues soies; pas de pulvilles. Ailes nues sans macrotriches, ni microtriches; R_5 large; r_{2+3} invisible; n'atteignant l'extrémité alaire; cu_2 droite, r_{4+5} non dépassée par la costale; feu distale de $r-m$. Hypopyge à pointe de la lamelle dorsale à peine indiquée; lobe interne bien développé, pourvu de soies assez longues (Fig. 15).

Larva. 5 mm. long. Colour:— living animal a rich yellow; preserved, thorax yellow, abdominal segments yellow with greenish tinges; head chocolate brown. Body segments, particularly the thoracic and the posterior abdominal, with conspicuous hairs. Claws on the posterior and prolegs yellow. Some of those of the latter toothed i.e. proximal simple, median coarsely toothed, distal simple. Chaetotaxy of the *longicalcar* type, i.e. ventral hair less than half the length of posterior leg; dorsal hair long, about three quarters the length of posterior leg; lateral longer than the ventral. Antenna (Fig. 16) typical, with ring organ basally situated. Ratio of basal segment to the sum of the end-segments 3 : 2. Antennal hair reaches nearly to the tip of the antenna. Depression, with forwardly directed hair, situated two-thirds the way up the basal segment. Ratio of antenna to the mandible 1 : 1. Mandible dark brown in colour, lightening to

pale brown proximally and carrying on its inner proximal border three long, hair-like, transparent teeth. This character is also shared by *E. lutethorax*, *E. cyanea*, and *E. minor*. Labium, uniformly brown in colour, consisting of one large middle tooth and five, sharply inclined, lateral teeth. Labrum bears on the frontal line four equidistant hairs, the two outer larger than the inner. Overhanging the peristome are two larger hairs which spring from stud-like bases.

The larva of this form was found both in the upper and lower reaches of the river, though more frequently in the former, with *E. lutethorax* and *E. stylifer*.

Pupa. 4 mm. long. Colour yellowish brown. Prothoracic horn (Fig. 17) very characteristic and resembles that described by Thienemann (1936) for *E. cyanea*. It has not the typical onion shape of all the other members of the genus, but is tube-like tapering gradually to a point, having, when fresh, a granular content. Length of horn 0.6mm. or approximately one eighth the length of the pupal skin. Thienemann (1937), in a footnote to his paper on the genus *Eukiefferiella*, records "A pupa from the river Liffey, Ireland, possesses such a horn but has the abdominal armature of the *longicalcar* type". This pupa was found by Humphries and Frost (1937), but is not recorded by them.

Abdominal armature of the *longicalcar*, Rügner, type, described by Thienemann (1936). The first abdominal segment is bare, the remaining segments each having an anal band of long, needle-like spines which project well over the intersegmental hooks. The latter, on an average, number twenty-one, and constitute an unbroken series. (Numerous skins were examined and the lowest number recorded was seventeen). In addition to the anal bands, the dorsal armature consists of transverse oral bands of blunter spines on segments II—VIII. Those on segments VII and VIII vary, and may sometimes be absent. Apart from these strips, the median part of each segment, except VII and VIII, is covered with well-marked chagrin which leaves free four small areas, "Fensterflecken". Ventrally between segments VI—VII and VII—VIII intersegmental hooks, like those on the dorsal surface, are present. Anal segment carries three long, slender, yellow spines which are slightly hooked at the tip. They are longer in the male than in the female being one and one-third times the length of the anal segment in the male, and in the female the same length as that segment.

Judging from the larval and pupal morphology, this species appears to stand in an intermediate position between *E. cyanea* and *E. longicalcar*. The larva has the chaetotaxy of *longicalcar*, and the mandible of both *minor* (*longicalcar* group) and *cyanea*. The pupa has the abdominal armature of *longicalcar*, but the horn of *cyanea*.

The outstanding characters of this species are:—

- Larva.* (1) Mandible with three long, hair-like, transparent teeth on the inner proximal border.
 (2) Chaetotaxy of the *longicalcar* type.
- Pupa.* (1) Abdominal armature of the *longicalcar*, Rügener, type.
 (2) Horn of *E. cyanea*.

Orthocladius crassicornis Goetghebuer.

In a paper dealing with the Chironomids of Lapland, Thienemann (1937) describes the pupal stage of this interesting species which, up to now, has been recorded for Lapland, Iceland, and Northern Germany. Regarding the systematic position of this form, Thienemann states "It belongs to the genus "*Orthocladius*" on account of its adult characters. The pupal morphology would indicate that the species occupies an isolated position. It stands nearest to the genera *Eudactylocadius* Kieff. and *Acricotopus* Kieff., but is distinguished from them by the form of the prothoracic horn. Perhaps the larva, yet to be discovered, will finally determine its systematic position."

During the survey, the larval stage of this form was found, although never in great numbers, among floating algal vegetation in the littoral zone of the upper reservoir.

Larva. 5—6 mm. long. Colour greenish, except for gut contents. Head yellow, except for the distal end of the mandible, rim of the labium, and the occipital rim, which are black. The claws on the posterior and prolegs yellow; those of the latter finely toothed, as in some members of the genus *Eudactylocadius*. Preanal dorsal tubercle broad at the base, tapering towards the apex; about as high as broad. Each carries six very long, stiff hairs. Anal gills are conspicuous, about three quarters the length of the leg, the ventral pair being the more pointed. Eye (Fig. 18) in three distinct parts. Antenna (Fig. 19) is slender, the basal segment four times as long as broad, and about three times as long as the sum of the remaining end-segments. Ring organ basally situated. Antennal hair reaches to the end of the second end-segment. Lauterborn's organs low, reaching to one half the height of the second end-segment. Antenna more than two-thirds the length of the mandible. Mandible (Fig. 20) is characteristically coloured; the distal end, including the teeth, is black changing abruptly to brown and then, finally, to yellow in the proximal part. The back of the mandible is slightly crumpled. The mandibular teeth are usually sharply pointed but in older specimens become blunt from wear. Mandibular hairs, six in number, are finely toothed along the inner, distal margin. Labium (Fig. 21) is very characteristic and consists of a rather straight blackened toothed area which passes immediately into a yellow area. The line of demarcation is always clearly defined. The teeth are sharply

pointed and are arranged in the following manner:— the middle tooth is unpaired and low; the first pair of side teeth is much bigger and, in shape, each tooth resembles an equiangular triangle; the second pair is smaller and lower; the third reaches approximately the same height as the first pair; the fourth, fifth and sixth pairs are smaller but still sharply pointed. A conspicuous cleft separates the second and third pairs. Labrum: the arrangement of the hairs (Fig. 22) on this structure resembles that of the genus *Eudactylocladius*. On the frontal line are four hairs lying equidistant to one another. The two inner are fine and needle-like; the outer are much broader and longer. All spring from stud-like bases. Between these hairs and the peristome are two forked, unequally pronged, hairs which spring from stud-like bases, cf. *Euorthocladius rivulorum* Th.. The peristome itself resembles that of the genus *Acricotopus*. It consists of three pointed central pegs (Zapfen) of which the middle one is the longest. Lateral to these is a series of broader pegs of which the first is about twice as long as those of the central group.

Thienemann's suggestion regarding the systematic position of this species appears to be correct. Comparing this larva with those of the genera *Eudactylocladius* and *Acricotopus*, (See Table), it would appear that *O. crassicornis* bears close morphological resemblances to both genera, as, among other things, the structure of the labrum would indicate. The form of the eye, the prolegs and the mandible would suggest a closer affinity with the former genus.

	EUDACTYLO- CLADIUS	ORTHOCLADIUS CRASSICORNIS	ACRICOTOPUS
	<p>7—8 mm. Green or brown. Claws are simple or finely toothed, or only the proximal and median toothed. Somewhat higher than broad and with posterior margin darkly chitinated. Toothed part or whole of labium, whole or distal part of mandible, and occipital rim, black. Colour reddish-brown.</p> <p>Consists of three pieces. Short; a little more than half the length of the mandible; basal segment half as long as the sum of the end-segments. Lauterborn's organs same length as the second end-segment.</p> <p>With mandibular hairs.</p> <p>Four equidistant hairs on the frontal line. Outer pair longer and broader than the inner. Two forked, equally pronged. Raws overhang the peristome.</p> <p>Small, with three central pegs which are fairly long but blunt at the end.</p> <p>Middle tooth broad; the first lateral tooth clearly one and a half to twice as broad as the remaining lateral teeth.</p>	<p>5—6 mm. Green. Claws all finely toothed.</p> <p>Broad at base tapering distally — about as high as broad.</p> <p>Colour yellow, toothed part of labium, distal part of mandible, and occipital rim, black.</p> <p>Consists of three pieces. Rather slender; a little more than two-thirds the length of the mandible; basal segment three times the length of the sum of the end-segments. Lauterborn's organs reach to half the length of the second end-segment.</p> <p>With toothed mandibular hairs.</p> <p>Similar to <i>Eudactylocadius</i> but the forked hairs are <u>unequally</u> pronged.</p> <p>Three central pegs fairly long and pointed. The middle is the longest.</p> <p><i>Most characteristic.</i> All teeth sharply pointed and triangular in outline; middle tooth small, first lateral large, second small and divided from the large third by a deep cleft, fourth, fifth and sixth diminish gradually in size.</p>	<p>8 mm. Green. Claws simple.</p> <p>Somewhat higher than broad.</p> <p>Colour yellow, toothed part of labium brown, distal part of mandible and occipital rim, black.</p> <p>Consists of two pieces. Slender; two-thirds the length of the mandible; basal segment twice as long as the end-segments. Lauterborn's organs as in <i>O. crassicornis</i>.</p> <p>Without mandibular hairs.</p> <p>Similar to <i>Eudactylocadius</i>.</p> <p>Pegs all the same length.</p> <p>Middle tooth high, as in the genus <i>Trichocladius</i> Kieff., and with six small side teeth which cannot be properly seen until the head is pressed. <i>Labial beard</i> present on either side.</p>

Pupa. During the survey the pupa and the imago of *O. crassicornis* were also obtained. The latter has been identified by one of the authors. The pupa though agreeing in most characters with those described by Thienemann (1937) exhibits one slight difference which may be worth noting. The two patches of centrally placed spines on segments IV—VI were found to be present on segments III and VII as well, and appeared to merge into a single entity on the latter segment. Apart from this difference the pupae seem to be identical.

Orthocladus flaveolus nov. sp. Goetghebuer.

Imago. Long 4.5 mm. Jaune; scapes, 3 bandes bien séparées du mésonotum, métanotum, une tache sur les pleures noirs; scutellum, ventre, pattes et balanciers jaunes pâles; tergites abdominaux gris verdâtre. Palpes normaux, 2e article égale le 3e, qui est plus court que le 4e. Antennes de 14 articles, les 2—13 plus larges que longs; R.R. = 2; panache normal. Yeux nus. Pattes pourvues de poils courts; fémur: tibia: métatarse: 2e article: 3e: 4e: 5e = 60: 70: 47: 25: 14: 9: 8; patte postérieure = 80: 62: 25: 20: 10: 9: 6; 4 pattes postérieures à poils longs. Aile nue, sans macrotriches, ni microtriches, présentant un lobe interne prééminent et arrondi; r_4+r_5 faiblement dépassée par la costale r_2+r_3 aboutissant au tiers basal de l'espace entre r_1 et r_4+r_5 ; fcu un peu distale de r—m. Hypopyge à pointe dorsale courte, pourvu de petites soies; lobe interne bien développé, situé dans la portion basale de l'article, présentant des soies assez longues (Fig. 23). Cette espèce ressemble par son hypopyge à *O. rectangularis* Goetgh. mais chez cette dernière la coloration est noire, A.R. atteint 1.5 au lieu de 2, fcu est située sous r—m au lieu d'être distale.

REFERENCES

- 1) HUMPHRIES, C. F. and FROST, W., 1937. The Chironomid Fauna of the Submerged Mosses. River Liffey Survey. Proc. Roy. Irish Acad. XLIII. Sect. B. No. 11 p. 161—178.
- 2) THIENEMANN, A., 1936. Chironomiden Metamorphosen XI. Die Gattung *Eukiefferiella*. Stet. Ent. Ztg., 97. Heft I, s. 43—65.
- 3) THIENEMANN, A., 1937. Chironomiden aus Lappland. Beschreibung neuer Metamorphosen mit einer Bestimmungstabelle der bisher bekannten *Metriocnemius*-larven und -puppen. Stett. Ent. Ztg. 98. Heft 11, s. 165—185.

LIST OF FIGURES

Eukiefferiella lutethorax n. sp. Goetgh.

- Fig. 1. Hypopyge.
- Fig. 2. Posterior abdominal segments of larva.
- Fig. 3. Antenna.
- Fig. 4. Mandible.
- Fig. 5. Labium.
- Fig. 6. Labrum.
- Fig. 7. Prothoracic horn.
- Fig. 8. Posterior abdominal segments of pupa.

Eukiefferiella stylifer n. sp. Goetgh.

- Fig. 9. Dernier article de l'antenne.
- Fig. 10. Hypopyge.
- Fig. 11. Posterior abdominal segments of larva.
- Fig. 12. Antenna.
- Fig. 13. Labrum.
- Fig. 14. Posterior abdominal segments of pupa.

Eukiefferiella flavipes n. sp. Goetgh.

- Fig. 15. Hypopyge.
- Fig. 16. Antenna.
- Fig. 17. Prothoracic horn.

Orthocladus crassicornis Goetgh.

- Fig. 18. Eye.
- Fig. 19. Antenna.
- Fig. 20. Mandible.
- Fig. 21. Labium.
- Fig. 22. Labrum.

Orthocladus flaveolus n. sp. Goetgh.

- Fig. 23. Hypopyge.



fig. 1

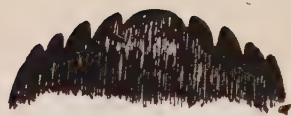


fig. 5



fig. 2



fig. 6



fig. 3



fig. 7



fig. 4



fig. 8



fig. 9



fig. 13



fig. 10



fig. 14



fig. 11



fig. 15



fig. 12



fig. 16



fig. 17



fig. 21



fig. 18



fig. 19



fig. 22



fig. 20



fig. 23

Zum Formwechsel-und Artproblem von *Anuraea aculeata* (*Keratella quadrata*)

von

Agnes RUTTNER-KOLISKO

Aus der Biologischen Station Lunz.

Die Frage, ob es sich bei den ausserordentlich vielgestaltigen Erscheinungsformen, in denen das Rädertier *Anuraea aculeata* (*Keratella quadrata* der neueren Literatur) zu verschiedenen Zeitpunkten oder sogar gleichzeitig im selben Biotop dem Beobachter entgegentritt und die für verschiedene Biotope charakteristisch sind, um scharf voneinander getrennte Arten oder Rassen handelt oder ob es die einzelnen Glieder eines polymorphen Entwicklungszyklus nur *einer Art* sind, beschäftigte schon seit langer Zeit eine ziemliche Anzahl von Autoren und wird auch heute noch in der Rädertierliteratur behandelt, ohne dass es bisher zu einer eindeutigen Klärung des ganzen Fragenkomplexes gekommen wäre.

Die beobachtete Formenfülle führte zunächst bei den älteren Autoren zur Aufstellung von etwa 30 Arten (angeführt bei Harring 1913), von denen später viele wieder eingezogen oder zusammengelegt wurden. Vor allem Weber (1898) trachtete die meisten der aufgestellten Arten wieder in der einen Species *Anuraea aculeata* zu vereinigen.

1908 erschien dann Krätzschnars Arbeit „Über den Polymorphismus von *Anuraea aculeata* Ehrbg.“, die die Frage der Zusammengehörigkeit der *Anuraea*-Formen im Sinne einer Zyklomorphose einer einzigen Art zu entscheiden schien. K. arbeitete mit Material von *Anuraea aculeata* aus dem Lunzer Obersee und untersuchte die Form sowohl in Freilandfängen, als auch in Zuchten im Laboratorium der Biologischen Station Lunz. Aus den Freilanduntersuchungen ergab sich auf Grund der verschiedenen Körpermasse das Vorhandensein von 2 *Anuraea*-Formen. Ueber die Art der Panzerstruktur und -felderung dieser beiden Formen wurden keine Aufzeichnungen gemacht. Die im Laboratorium ausgeführten Einzelkulturen langstacheliger Tiere ergaben in allen Fällen eine starke Reduktion der Stachelnängen bei den Nachkommen, ohne Rücksicht auf die Art der Experimente, die mit den Zuchten gemacht wurden. Aus dieser immer gleichen Reaktion des Objektes auf verschiedene veränderte Milieufaktoren (Temperatur, Nahrung, Viskosität) schloss K., dass das Milieu überhaupt ohne Einfluss auf die Reduktionserscheinung sei und für diese ausschliesslich „ein innerer Rhythmus“ verantwortlich gemacht werden müsse. Die Ergebnisse seiner Freilanduntersuchungen und Experimente vereinigt er

schliesslich in einer schematischen Darstellung des Entwicklungskreises von *Anuraea aculeata* (wobei allerdings ein sehr wichtiger Schritt, nämlich die Entwicklung der langstacheligen Form aus dem Dauerei seiner kurzstacheligen Form rein hypothetisch blieb und nicht tatsächlich beobachtet werden konnte), einer Darstellung, die weit über die Spezialliteratur hinaus bekannt geworden und in fast jeder allgemein biologischen Abhandlung, in der der Begriff der Zyklomorphose behandelt wird, zu finden ist. (Abb. 1).

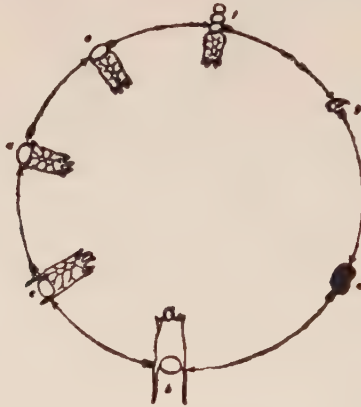


Abb. 1.

Schema der Zyklomorphose von
Anuraea aculeata nach Krätzschar.

Gleichzeitig mit Krätzschmar äussert sich auch Klausener (1908) zum Formwechselproblem der Anuraea, doch kommt er zu ganz anderen Folgerungen. Seiner Ansicht nach soll die stachellose curvicornis-Form den Ausgangspunkt darstellen, aus der sich bei tiefer Temperatur Anuraea aculeata, bei hoher Anuraea valga entwickelt. Ähnliche Schlüsse zieht auch Olofsson (1918) aus seinen Untersuchungen arktischer Tümpel in Spitzbergen. Nur geht die Entwicklung seiner Meinung nach von der Form curvicornis über valga zu aculeata, statt entweder zu valga oder zu aculeata, doch dürften seine Argumente, dass kurz nach dem Aufgehen des Eises alle Individuen der aus dem Dauerei geschlüpften Generation angehören müssen und man die curvicornis-Formen an der Tatsache, dass sie bereits Eier tragen, als die ältesten erkennen könne, kaum stichhaltig sein.

1911 befasste sich Dieffenbach mit Teichplankton, sowohl in Freilanduntersuchungen als auch in Kulturen. Für *Anuraea aculeata* folgert er aus letzteren, dass „für die Zyklomorphose einzig und allein die schwankende Ernährung verantwortlich“ sei. Auch er hielt *Anuraea* in Einzelkulturen, fütterte aber nicht wie Krätzschar mit monotonem Algenfutter, sondern mit Centrifugenplankton. Bei dieser Art der Haltung erzielt er Nachkommen, die sich nur ganz unwesentlich vom Ausgangstier unterscheiden (Versuch V, S. 18 u. Tafel IX, Fig. 13); bei ausschliesslicher Fütterung mit *Chlorella* sollen aber die Zuchtergebnisse ganz denen Krätzschmars entsprochen haben. Trotzdem lässt er die Möglichkeit offen, dass seine „Teichanuraeen“ sich anders verhielten als die „Seenanuraeen“ Krätzschmars. Ueber Panzerstruktur und -föderung macht er keine Aufzeichnungen. Die Dauereier der gezüchteten Form sind stachelig und kon-

ten in Kultur zur Entwicklung gebracht werden. (Es ist dies meines Wissens der einzige, in der Literatur bekannte Fall, in dem es gelungen ist, Anuraea-Dauereier zum Schlüpfen zu bringen!). Aus ihnen schlüpfen „wie ich in meinen Kulturen stets beobachten konnte, grosse, robuste Formen aus, deren Vorder- und Hinterdornen oft eine recht beträchtliche Länge aufweisen“. (S. 21).

Die Diskrepanz zwischen seinen und Dieffenbachs Ergebnissen wurde auch von Krätzschmar (1913) dahin erklärt, dass sich die „Teichanuraea“ (mit stacheligem Dauerei) und die „Seeanuraea“ (mit glattem Dauerei) in Kultur verschieden verhielten, eine Annahme, die meines Erachtens mit den Verallgemeinerungen, die er aus der ersten Arbeit zieht, in Widerspruch steht.

In einer sehr umfangreichen, aber nicht ganz übersichtlichen Arbeit setzt sich Hartmann (1918) mit dem Anuraea-Problem auseinander. Er verarbeitet Material von einer grösseren Zahl teichartiger Biotope und meint schliesslich, dass aus dem Dauerei meist Tiere von mittlerer Stachel-länge schlüpfen, aus denen sich durch „Addition“ die langstachelige Form entwickelt. Vom eigentlichen aculeata-Formenkreis trennt er die „aculeata-valga“-Gruppe aus Gewässern mit Almtümpelcharakter ab. Die von ihm beobachteten Formen haben teils glatte, teils gerunzelte Dauereier.

Nebst älteren Autoren (Voigt 1904, Lucks 1912), die die Frage rein systematisch behandeln, befasst sich auch Wesenberg-Lund (1930) mit der Zyklomorphose von Anuraea aculeata, die er in früheren Arbeiten (1904, 1908) bereits streifte. Auf Grund seiner Freilanduntersuchungen in dänischen Teichen und Seen kommt er zu der Ueberzeugung, dass alle verschiedenen Erscheinungsformen nur lokale und temporale Variationen der einen Art Anuraea aculeata seien, wobei die langstacheligen Formen im Winter vorherrschen und die kurzstacheligen immer in Verbindung mit einer Sexualperiode auftreten. Auf die Ausbildung der Panzerstruktur und -felderung wurde kein Wert gelegt (s. seine Taf. VII), ebenso wird das Aussehen der Dauereier nicht als Artmerkmal gewertet. („Struktur der Eischale von Anuraea variiert von einem Teich zum andern“.) Alle Änderungen der Form sollen nur von Aussenumständen während der amiktischen Periode abhängig und daher als Degenerationserscheinungen zu werten sein, die durch die nächste Sexualperiode wieder eliminiert werden.

Edmondson und Hutchinson (1934) versuchten eine Revision der Gattung Anuraea (die aus Prioritätsgründen in Keratella umbenannt wird) auf Grund der von ihnen bearbeiteten Rotatorienausbeute einer Himalaya-expedition. Es werden zwei Arten Keratella quadrata und Keratella valga unterschieden, von denen jede eine Reihe von zyklomorphen Formen enthalten soll. Bezüglich des Formenkreises von Keratella quadrata wird im Prinzip auf die Ansichten Krätzschmars und Hartmanns zurückgegriffen und viele der von verschiedenen Autoren aufgestellten Arten als Glieder des Keratella quadrata-Formenkreises erklärt. Die Reihung geht von forma platei über f. divergens, frenzeli, quadrata, testudo, brevispina, valgo-ides-irregularis zu f. curvicornis. Bei Keratella valga soll die Zyklomorphose aus einer additiven Reihe bestehen (s. Klausener), die von curvicornis ausgeht und mit valga endet. Zu dieser Reihe gehören die Formen: asymetrica, monstrosa, longicornis, tropica, reducta, Brehmi und aspinia. Auch der tropische Formenkreis wird der Art Keratella valga angeschlossen.

Schliesslich erschien 1943 Carlin's Arbeit über die Plankton-Rotatorien des Motalaström, in der die Gattung Keratella ausführlich behandelt und einer Revision unterzogen wird. Auf Grund variationsstatistischer Untersuchungen kommt er zu der Überzeugung, dass die im Motalaström vor-

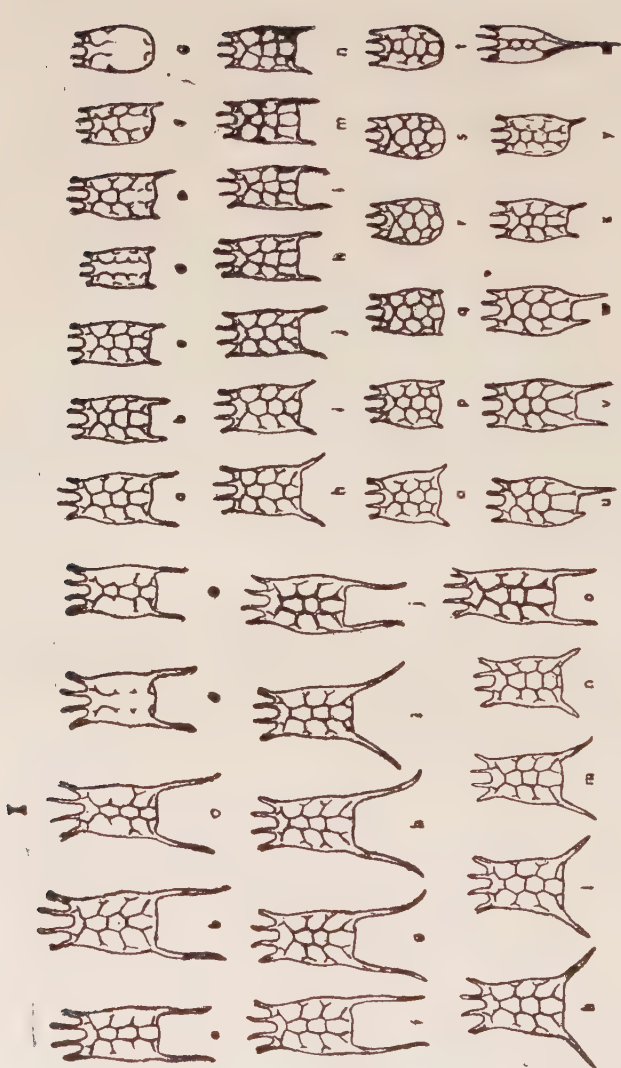


Abb. 2

Verschiedene Arten der Gattung *Keratella* (aus Carlin).

- I. a—e *Keratella quadrata*, frenzeli-Gruppe
 f—i *Keratella quadrata*, quadrata-Gruppe
 j+o *Keratella quadrata*, reticulata-Gruppe
 k—n *Keratella quadrata*, dispersa-Gruppe
 a—g *Keratella quadrata*, quadrata-Gruppe
 h—j *Keratella quadrata*, dispersa-Gruppe
- II. k—n *Keratella hiemalis*
 o—s *Keratella testudo*
 t *Keratella ticinensis*
 z *Keratella valga*, valga-Gruppe
 u—y *Keratella americana*

kommenden *Anuraea aculeata*-Formen nicht eine kontinuierliche Reihe bilden, sondern dass sich zwei voneinander deutlich getrennte Typen unterscheiden lassen, zwischen denen keine Verbindungsglieder vorhanden sind, (Carlin 1943, Abb. 5, S. 40) woraus er auf das Vorhandensein von zwei Arten schliesst, eine Ansicht, die durch die voneinander abweichende Panzerstruktur und -felderung und das jahreszeitlich verschiedene Auftreten der beiden Typen gestützt wird. Die kleinere Winterform mit kürzeren, geraden Hinterdornen, zarterem Panzer und abweichender Facettierung, die keine jahreszeitlichen Änderungen der Gestalt aufweist, wird als neue Art *Keratella hiemalis* ausgeschieden. Ebenso wird auf Grund ihrer abweichenden Panzerstruktur die schon von Ehrenberg (1932) beschriebene *Anuraea testudo*, die Weber in den Formenkreis von *Anuraea aculeata* einbezogen hatte, wieder als selbständige Art *Keratella testudo* aufgestellt. Innerhalb der nun verbleibenden Art *Keratella quadrata*, stellt Carlin, auf Grund eines reichen Vergleichsmaterials aus vielen verschiedenen Biotopen unter Berücksichtigung der Körpermitze, Körpergestalt, Stachelausbildung und Panzerstruktur 4 Gruppen auf, die *frenzelii*-, *quadrata*-, *dispersa* und *reticulata*-Gruppe. Die im Laufe der Zeiten schon mehrmals angezweifelte und wieder aufgestellte Art *Anuraea valga* (die auch die Gruppe tropischer Formen enthält) wird als *Keratella valga* bestätigt und eine stets stachellose Form mit stark abweichender Felderung als *Keratella ticinensis* neu aufgestellt. Die morphologischen Unterschiede zeigt am besten die Abb. 2 (Abb. 6 u. 7 aus Carlins Arbeit).

Unter dem von Carlin bearbeiteten Material befand sich auch eine Probe vom Lunzer Obersee aus dem Jahr 1910, also von demselben Material, mit dem Krättschmar seine Versuche gemacht hatte. Carlin kommt zu der Überzeugung, dass auch hier zwei Arten vorliegen, nämlich *Keratella quadrata* (*dispersa*-Gruppe) und *Keratella hiemalis* und dass die von Krättschmar in Kultur erhaltenen kurzstacheligen Formen der *dispersa*-Gruppe angehörten und nicht identisch waren mit den gleichzeitig vorkommenden dauereitragenden *hiemalis*-Formen, wodurch Krättschmars schematischer Entwicklungszyklus hinfällig würde.

Während der Drucklegung des Manuskriptes wurden mir noch zwei Arbeiten über *Anuraea aculeata* bekannt, auf die ich kurz eingehen möchte.

1937 untersuchte Olifan den Polymorphismus von *Anuraea aculeata* in kleinen Becken der Umgebung von Swenigorod. Er unterscheidet 3 Subspezies: *Anuraea aculeata cochlearis*, *Anuraea aculeata typica* und *Anuraea aculeata serrulata* sowohl nach morphologischen wie ökologischen Merkmalen. Alle 3 Subspezies zeigen eine gewisse temporale Variation. Bei *An. acul. typica* ist in stark eutrophen Gewässern der Variationszyklus stärker ausgebildet als in wenig eutrophen. In Kultur erfolgt eine Reduktion im Verlauf von 2 Generationen. Beachtenswert ist die Angabe, dass miktische Individuen nicht Reduktionsformen, sondern immer langstachelig sind, was gegen eine Zyklomorphose im Sinne Kraetzschmar's spricht. Soweit man nach der kurzen deutschen Zusammenfassung schliessen kann, bringt diese russische Arbeit nichts prinzipiell Neues, fügt sich aber in erfreulicher Weise in den Rahmen schon bekannter Tatsachen.

In einer ziemlich umfangreichen Arbeit unterzog Ahlström (1943) das Genus *Keratella* einer Revision, auf die nur so weit eingegangen werden soll, als sie *Keratella quadrata* betrifft.

Zuchten wurden nicht ausgeführt, sondern die Formen rein systematisch nach Panzermerkmalen unterschieden. A. kommt ebenso wie Carlin zu der Überzeugung, dass die Panzerfelderung ein besseres systematisches Merkmal abgibt als die Stachellänge, die innerhalb einer Art zu stark variiert.

Trotzdem verwendet er beide Merkmale gleichwertig in der Bestimmungstabelle (zusammen mit Panzerstruktur und -proportionen) und kommt daher zu einem Bestimmungsschlüssel, in dem zusammengehörige Formen oft weit auseinanderstehen. A. bezeichnet auch morphologisch stark differente Glieder eines Zyklus als „forma“ mit eigenem Namen, was m. E. sehr dazu geeignet ist, die taxonomische Verwirrung, die bei der Gattung *Keratella* herrscht, noch zu vergrössern. Diese Verwirrung ist nun auch dadurch besonders gross geworden, dass in den gleichzeitig erschienenen Arbeiten von Ahlström und Carlin dieselben Formen mit verschiedenen Namen bezeichnet werden.

Da ich im Text auf die Arbeit Ahlström's nicht mehr eingehen konnte, sondern in meiner Darstellung der systematischen Verhältnisse immer auf Carlin Bezug nahm, so will ich an dieser Stelle kurz die Synonyma der beiden Autoren gegenüberstellen, soweit diese *Keratella quadrata* betreffen:

Carlin:	Ahlström:
Kerat. quadr., quadrata Gruppe	= Kerat. quadr. f. testudo
Kerat. quadr., quadrata Gruppe	= Kerat. quadr. f. araneosa
Kerat. americana	= Kerat. gracilentia
Kerat. ticinensis	= Kerat. quadr. var. curvicornis
Kerat. testudo	= Kerat. quadr. var. brevispina
Kerat. valga, valga-Gruppe	= Kerat. valga

Überblickt man nun die Fülle des angesammelten Beobachtungsmaterials und die noch grössere Fülle von Namen, Ansichten und Versuchen, Ordnung in diese Fülle zu bringen, so kommt man zu der Überzeugung, daß noch lange nicht alles getan ist, um das Formwechsel- und Artproblem der *Anuraea aculeata* zu klären.

Daß die Untersuchungsergebnisse so widersprechend und vieldeutig sind, liegt meines Erachtens zum grossen Teil daran, daß es bisher noch nicht in ausreichendem Maß dazu gekommen ist, in der Frage des *Anuraea*-Formwechsels Freilandbeobachtungen und Kulturergebnisse zu verquicken. Zweifellos stellt die Freilandbeobachtung eines Organismus, zumal dann, wenn eine möglichst grosse Zahl von Biotopen in Betracht gezogen werden kann, mit der Fülle ihres Beobachtungsmaterials die breite Basis dar, auf der die Lösung der Frage nach Artzugehörigkeit, beziehungsweise Gestaltsänderung innerhalb der Art, aufgebaut werden muss. Die Ergebnisse von Freilandbeobachtungen sind aber immer statistischer Natur und die aus ihnen gezogenen Schlüsse haben nur den Wert von Indizienbeweisen. Unbestreitbare Tatsachen über die verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit der verschiedenen Erscheinungsformen kann nur die Zucht bringen, in der die genealogische Aufeinanderfolge der Individuen festgehalten wird.

Wohl sind auch gegen das Experiment im allgemeinen gewichtige Stimmen laut geworden, so vor allem von Wesenberg-Lund (1930), der dagegen einwendet dass es immer unter unnatürlichen Bedingungen vor sich gehe und

daher auch die Reaktion des Organismus nur eine unnatürliche, wenn nicht gar pathologische sein könne. Zweifellos ist es richtig, dass die Tiere in Kultur anders reagieren als im Freien, was man bei jeder einzelnen Kultur immer wieder feststellen kann (es treten Reduktionsformen auf, während die Form im Freien gleichzeitig unverändert bleibt u. es treten miktische Individuen auf, während sich die Population im Freien weiter amiktisch fortpflanzt), aber die Reaktion des Organismus kann nie über die Grenzen der der betreffenden Art in potentia innewohnenden Möglichkeiten hinaus und so kann, meines Erachtens, gerade die Kultur ein Bild von der Breite der genetisch festgelegten Reaktionsmöglichkeiten geben — eine vernünftige Fragestellung vorausgesetzt, die diese Gegebenheiten berücksichtigt. Geradezu von pathologischen Reaktionen zu sprechen scheint mir übertrieben, zumal dann, wenn sich die Kultur offensichtlich wohlbefindet, was sich durch rasche Vermehrung, lebhafte Bewegung und reichliche Nahrungsaufnahme der Individuen kundtut.

Dass übrigens auch Wesenberg-Lund das Zuchtexperiment in der Rädertierforschung nicht ganz verwirft, sondern mit seinen Bedenken nur vor einer kritiklosen Überbewertung der experimentellen Ergebnisse warnen will, geht aus anderen Stellen hervor, an denen er die Notwendigkeit des Experimentes voll anerkennt. Speziell in der Frage der Zyklen und des Formproblems der *Anuraea* erwartet auch er vom Kulturversuch die letzte Entscheidung. So schreibt er als Einleitung zum Kapitel Zyklen (1930, S. 189): „At a first glance it would seem rather peculiar, but in reality it is very intelligible, that studies in nature relating to the cycles of the Rotifera furnish the least valuable results for the very groups, for which laboratory studies yield the most trustworthy results“ und als Abschluss seiner speziellen Untersuchungen über *Anuraea aculeata* (S. 131): „It would be of interest if two branches of investigation could collaborate on this point, so that experimental workers in the laboratory would select a colony.... and by a thorough study either corroborate or weaken the views set forth here.“

Diese Verquickung von Freiland- und Laboratoriumsuntersuchung wurde ja bereits von Krätschmar und auch von Dieffenbach (wenn auch vielleicht in etwas zu wenig extensiver Form) in Angriff genommen. Trotzdem kamen gerade diese beiden Autoren zu ganz entgegengesetzten Folgerungen und Carlins Ergebnisse stehen in krassem Widerspruch zu denen Krätschmars.

Es ist daher wohl naheliegend, wenn ich bei meiner neuerlichen Überprüfung des *Anuraea*-Formwechsels von diesem, ich möchte fast sagen klassischen Material des Lunzer Obersees ausgehe, über das uns zwei so entgegengesetzte Meinungen vorliegen. Ausser den Obersee-Formen wurde noch Material von einer möglichst grossen Zahl möglichst verschiedener Biotope verarbeitet, da auch ich den Gesichtspunkt Carlins (1943, S. 39) : „von einem Vergleich der Variationen innerhalb der Population mit der Variation zwischen den Populationen auszugehen“ für ausserordentlich wertvoll halte.

Wenn die Untersuchungen, vor allem, was die Freilandbeobachtung im Obersee betrifft, auf etwas breiterer Grundlage aufgebaut werden konnten, so danke ich das hauptsächlich dem

Umstand, dass gleichzeitig mit meiner Arbeit an der Biologischen Station Untersuchungen Prof. Ruttner's über O_2 -Schichtung und Planktonverteilung im Obersee in Gang waren, für die durch zwei Jahre hindurch regelmässig einmal im Monat Proben aus dem Obersee entnommen wurden und zwar nicht nur vertikale Netzfänge, sondern auch Schöpfproben, die quantitativ verarbeitet wurden. Aus den noch unveröffentlichten Ergebnissen dieser Untersuchungen konnte ich eine Menge von Daten, die *Anuraea aculeata* betrafen, verwerten, vor allem Daten über die Tiefenverteilung und das jahreszeitliche und quantitative Auftreten der einzelnen Formen, wofür ich auch an dieser Stelle herzlich danken möchte.

Der Lunzer Obersee, als einer der „Hausseen“ der Biologischen Station, steht seit 40 Jahren unter ständiger Kontrolle und in der Sammlung der Station finden sich Plankton-Proben seit dem Jahr 1906. Durch diese Kontinuität wissenschaftlicher Beobachtung war es mir möglich, den Biotop und die untersuchte Art über eine weite Zeitspanne hin zu überblicken, und es konnten dadurch Fragen teils beantwortet, teils neu aufgerollt werden, die bei Untersuchung irgendeines anderen beliebigen Biotops nie aufgetaucht wären.

Spezieller Teil.

Anuraea aculeata aus dem Lunzer Obersee.

A) Freilanduntersuchung.

In den Jahren 1943—46 wurde das Plankton des Obersees sowohl in vertikalen Netzfängen als auch in Schöpfproben mit 1 m Tiefenstufung regelmässig untersucht. Die Anureen aus diesen

Abb. 3

Anuraeen aus dem Lunzer Obersee und anderen Biotopen.

1. *Anuraea quadrata* a. d. Obersee
2. *Anuraea hiemalis* a. d. Obersee
3. *Anuraea testudo* a. d. Obersee
4. *Anuraea quadrata*, Redukt.-Form a. d. Kultur
5. *Anuraea quadrata*, Redukt.-Form a. d. Obersee
6. *Anuraea hiemalis* a. d. Erlafsee
7. *Anuraea hiemalis* a. d. Leopoldsteinersee
8. *Anuraea hiemalis* a. d. Krottensee
9. *Anuraea hiemalis* a. d. Lunzer Untersee
10. *Anuraea quadrata* a. d. Krottensee
11. *Anuraea quadrata* a. d. Seebachlacke mit Dauerei
12. Dauerei von *Anuraea quadrata* a. d. Glashaus Lunz
13. *Anuraea quadrata* a. d. Alten Donau
14. *Anuraea quadrata* a. d. Almtümpel
15. Dauerei von *Anuraea quadrata* a. d. Almtümpel

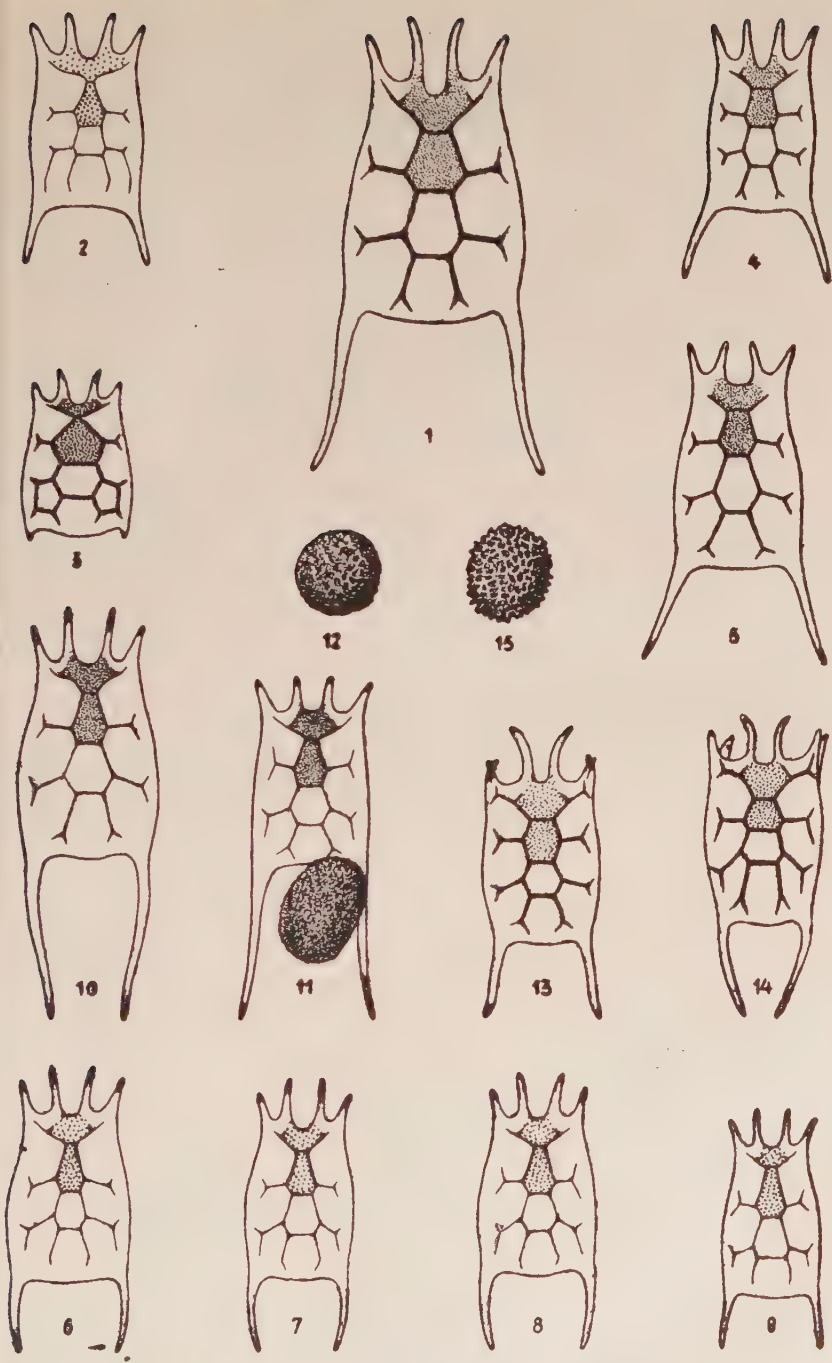


Abb. 9

Fängen wurden gezählt, gemessen und ihre Panzerstruktur sowie Beobachtungen über die Art der Fortpflanzung verzeichnet.

Als Ergebnis von etwa vierhundert Messungen ergab sich dabei folgendes Bild: In diesen Jahren tritt *Anuraea aculeata* im Lunzer Obersee in drei klar voneinander getrennten Typen auf, zwischen denen sich keine Übergänge finden.

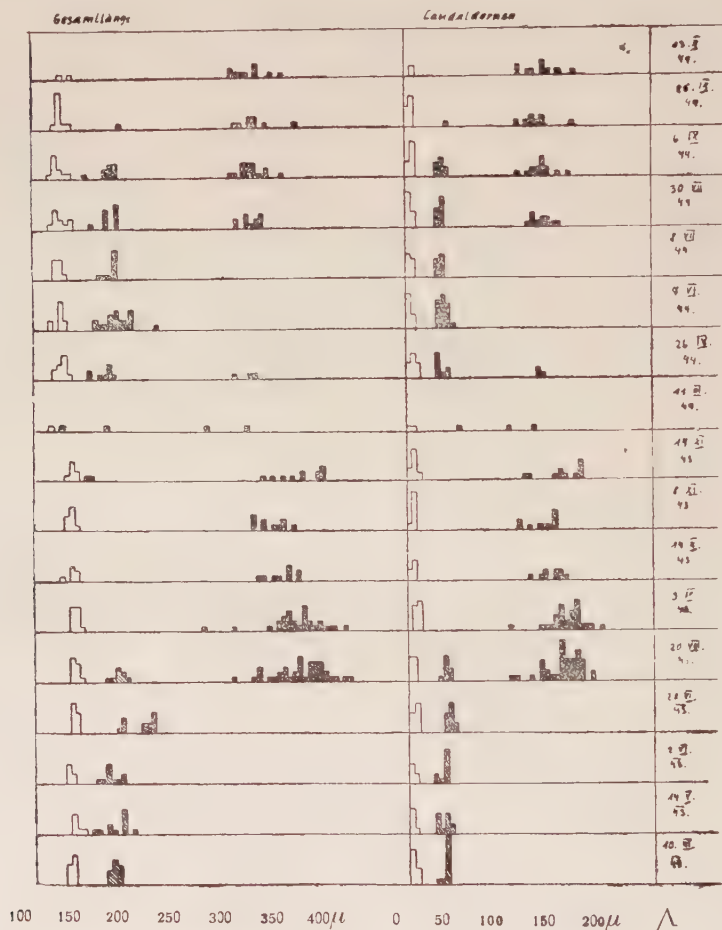


Abb. 4.

Jahreszeitliche Verteilung von *Anuraea aculeata* im Lunzer Obersee.

□ = *Anuraea testudo*

▨ = *Anuraea hiemalis*

▩ = *Anuraea quadrata*

1) *Langstacheliger Typus*: Gesamtlänge (GL) = 350 μ , Länge der Caudaldornen (CD) = 150 μ , Länge der medialen Vorderdornen (mVD) = 45 μ , (Durchschnittswerte bei geringen Abweichungen von Mittel). Die äussere Form sowie die Panzerstruktur zeigt Abb. 3/1. Der Panzer ist kräftig, Felderung und Granulation (in der Abb. nur in den beiden mittleren Feldern ausgeführt) stets deutlich sichtbar. Alle Merkmale des Typus sind konstant und unterliegen keiner auffallenden Variation. Nach Carlins Nomenklatur wäre die Form als *Anuraea (Keratella) quadrata*, *quadrata-Gruppe* zu bezeichnen. Sie lebt in den oberflächlichen Schichten des Sees (bis äusserstens 8 m Tiefe) und wird nur während der Frühjahrs- und Herbstvollzirkulation gleichmässig in alle Tiefen verteilt. Im Herbst und Winter ist sie reichlich vorhanden (ohne dass ein ausgesprochenes Maximum oder eine Sexualperiode auftritt), nimmt gegen das Frühjahr zu ab und fehlt im Sommer fast ganz.

2) *Mittelstacheliger Typus*: GL = 180 μ , CD = 36 μ , mVD = 31 μ , (im Durchschnitt). Form und Struktur des Panzers gibt die Abb. 3/2. Der Panzer ist wesentlich zarter, die Granulation schwächer als bei der langstacheligen Form. Es tritt keine Variation innerhalb dieses Typus auf: Felderung, Struktur, Grösse und Stachelänge bleiben stets konstant. Diese Form entspricht vollständig Carlins *Anuraea (Keratella) hiemalis*. Als kaltstenotherme Form lebt sie in 4–10 m Tiefe, niemals an der Oberfläche. Sie tritt etwa im März (noch vor dem Auftauen des Sees) im Plankton auf, erreicht im Juni-Juli ein sehr starkes Maximum mit sehr hohem Prozentsatz von Dauereiern (s. Ruttner-Kolisko 1946) und verschwindet etwa im September vollständig aus dem Plankton.

3) *Kurzstacheliger Typus*: GL = 135 μ , CD = 0–10 μ , mVD = 26 μ , (im Durchschnitt). Abb. 3/3 zeigt Gestalt, Felderung und Struktur des Panzers, der auffallend robust und stark granuliert ist. Bei gleichbleibender Felderung des Panzers und Grösse der übrigen Körpermasse variiert innerhalb dieses Typus die Länge der Caudaldornen von 0–10 μ . Nach der Carlinschen Nomenklatur handelt es sich um *Anuraea (Keratella) testudo*. Sie kommt das ganze Jahr über in den tieferen Planktonschichten vor mit einem nicht sehr deutlich ausgeprägten Maximum im frühen Herbst und ohne Sexualperiode.

Die jahreszeitliche Verteilung dieser drei Typen ist in Abb. 4 zusammengestellt. (Die Form der dargestellten Figuren ergibt sich aus der Anzahl und Grösse der gemessenen Tiere.) Abb. 5 gibt die Tiefenverteilung wieder. Die Darstellung ist die der Lohmann'schen Kugelkurve, d.h. der Durchmesser in den einzelnen Punkten der Kurve entspricht der $\sqrt[3]{}$ aus der Individuenzahl der Volumsprobe und stellt so die lineare Konzentration oder die *Wohndichte* in dem betreffenden Punkte dar.

Die gleichmässige Verteilung sowohl von *Anuraea quadrata* als auch *testudo* über die ganze Tiefe am 27. X. ist eine rein passive und durch die herbstliche Vollzirkulation zu erklären. Am klarsten ist die Schichtung der 3 Typen gegen Ende der Sommerstagnation (6. IX.) ausgeprägt.

B) *Kulturergebnisse.*

Um ein klares und abgerundetes Bild vom Verhalten der Gattung *Anuraea* zu erhalten, war es nun notwendig, die 3 im Obersee auftretenden Formen in Kultur zu nehmen.

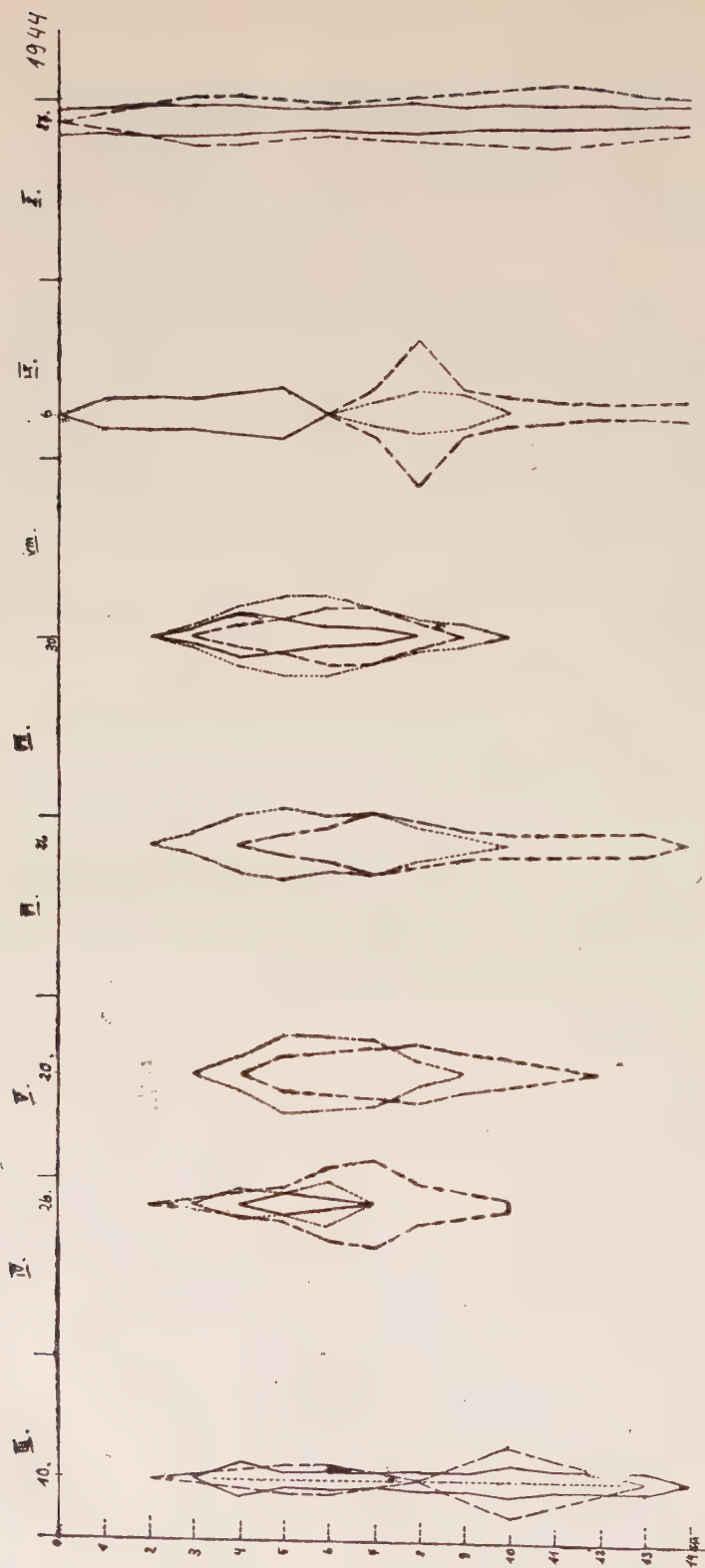


Abb. 5.
Tiefenverteilung von *Anuraea aculeata* im Lunzer Obersee.
--- = *Anuraea testudo* — = *Anuraea quadrata*

Die Kulturmethode war wieder die schon seit Jahren von mir erprobte Einzelzucht in mit Müllergaze verschlossenen Kulturgläschen in einer gemeinsamen Futterflüssigkeit. (Näheres über die Kulturmethode siehe Kolisko 1938.) Die Zuchten wurden in filtriertem Oberseewasser gehalten, dem von Zeit zu Zeit einige Tropfen einer Chlorella-Reinkultur zugesetzt wurden, die sich in dem Oberseewasser gut entwickelte. Die Gläschen wurden täglich kontrolliert, die Jungtiere sofort vom Muttertier entfernt und in eigenen Gläschen untergebracht. Die Gläschen waren nummeriert, sodass jedes Tier durch seine Gläschennummer gekennzeichnet war. Die täglichen Beobachtungen wurden in dem zu jedem Gläschen gehörigen Karteiblatt aufgezeichnet, sodass die Lebensgeschichte jedes Tieres in seiner Karteikarte zu finden ist. Nach seinem Tode wurde jedes Kulturtier gemessen und Aufzeichnungen über die Panzerstruktur und Dornenausbildung gemacht. Die Gesamtentwicklung der Kultur wurde in einem Stammbaum aufgezeichnet.

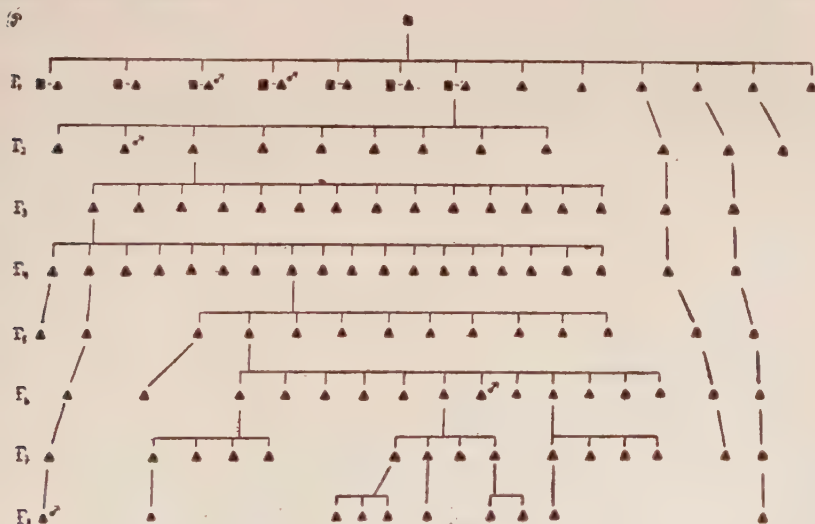


Abb. 6.

- = quadrata-Formen
- ▲ = Reduktionsformen
- ▲' = miktische Individuen

Bereits die ersten in Kultur geborenen Tiere der F₁-Generation zeigen deutliche Reduktionserscheinungen. Die Tiere sind kleiner als das Ausgangstier, die Caudaldornen relativ kürzer und deutlich divergierend. Die Panzerstruktur und -federation bleibt aber stets gleich. In der F₂-Generation ist die Reduktion bereits bis zu einer GL = 180 μ und CD = 45 μ bei starker Divergenz vorgeschritten. (Demgegenüber waren die Masse des Parentaltieres GL 327 μ , CD 143 μ). Federation und Struktur bleiben gleich. Im weiteren Verlauf der Kultur tritt keine Veränderung der Tiere mehr ein, sodass in F₈ die Zucht aufgelassen werden konnte. Als Durchschnittsmasse der beiden letzten Generationen F₇ und F₈ ergaben sich folgende Werte:

	Ges. Länge	Caudaldornen	Med. Vorderdornen
F ₇	177 μ	36 μ	31 μ
F ₈	171 μ	35 μ	30 μ

Das Aussehen eines reduzierten Kulturtieres gibt die Abbildung 3/4 wieder. Im beigegebenen Stammbaum sind die typischen quadrata-Tiere mit einem ■, die Reduktionsformen mit einem ▲ gekennzeichnet. Vereinzelt traten in der Kultur auch miktische Individuen auf, vor allem in den ersten, aber auch in den letzten Generationen. Sie sind im Stammbaum mit einem ♂ versehen.

Als Resultat des Kulturversuches ergibt sich also folgendes Bild: *Anuraea quadrata* (quadrata-Gruppe Carlin) verändert in Kultur im Gegensatz zum Freiland die Gestalt, sie wird kleiner (u. zw. ungefähr bis zur Grösse einer *Anuraea hiemalis*), die Caudaldornen werden relativ kürzer und divergieren, es treten vereinzelt miktische Tiere auf, die im Freien fehlen, dagegen ändert sich die Panzerstruktur und -federation nicht, sodass auch die Reduktionsformen der *Anuraea quadrata* von *Anuraea hiemalis* ohne weiteres zu unterscheiden sind.

2) *Anuraea hiemalis* wurde am 22. 6. 44 in Kultur genommen. Das überraschende Ergebnis dieser Zucht, nämlich das Auftreten unbefruchteter Fortpflanzungskörper vom Habitus eines Dauereies (Pseudosexualei) wurde bereits in einer eigenen Arbeit (Ruttner-Kolisko 1946) veröffentlicht. Infolge des Auftretens dieser Pseudosexualeier konnte die Kultur nur durch drei Generationen durchgeführt werden, da die Pseudosexualeier erzeugenden Weibchen naturgemäss für die Weiterzucht wegfallen. Der Stammbaum dieser Kultur ist in der genannten Arbeit in Abb. 2 dargestellt. Für die hier massgebende Frage der Veränderung von Grösse und Panzerstruktur von *Anuraea hiemalis* in Kultur ergab sich aber bereits aus den 3 gezüchteten Generationen folgendes:

Anuraea hiemalis unterliegt in der Kultur keiner Veränderung. Sowohl die Körpermasse als auch die Panzerfederation und -struktur bleibt gleich. Die Tiere der F₂-Generation sehen dem Ausgangstier vollkommen ähnlich. Miktische Individuen und Männchen fehlen.

3) Eine Zucht von *Anuraea testudo* wurde am 27. 4. 44 begonnen und in der Zeit bis 5. 6. 44 durch 5 Generationen fortgesetzt. Eine Reduktion der Gesamtlänge, beziehungsweise der Caudaldornen in der Kultur trat nicht ein, wie aus der folgenden Tabelle ersichtlich ist, in der die Masse der Kulturtiere nach Mittelwerten für die einzelnen Generationen zusammengestellt sind:

	Ges. Länge	Caudaldornen*)	Med.Vorderdornen	Zahl d. gemessenen Individuen
P	130 μ	6 μ	26 μ	2
F ₁	129 μ	4 μ	24 μ	3
F ₂	137 μ	5 μ	26 μ	6
F ₃	132 μ	5 μ	25 μ	8
F ₄	135 μ	3 μ	25 μ	8
F ₅	126 μ	6 μ	21 μ	3

Schon bei der Beobachtung im Freien hat es sich gezeigt, dass innerhalb der Tiere, die nach Grösse und Ausbildung der Panzerstruktur zum Typus *Anuraea testudo* gehören, eine Variation der Caudaldornen von 0—10 μ auftritt. Dieser Befund wurde durch die Kultur bestätigt. In dem beigegebenen Stammbaum Abb. 7, sind die Individuen mit einer Länge der Caudaldornen von 6—10 μ mit einem * \times , von 0—6 μ mit \times —0 und von 0 μ mit einem 0 bezeichnet. Ein Blick auf den Stammbaum zeigt, dass die Ausbildung der Caudaldornen von den verwandtschaftlichen Beziehungen der Tiere gänzlich unabhängig ist. Man findet nicht nur unter den Nachkommen der \times -Individuen Tiere mit viel kürzeren Caudaldornen, sondern ebenso auch umgekehrt unter den Nachkommen der \times —0 und 0-Individuen Tiere mit bis 10 μ Stachellänge. Dabei bleiben die Panzerstruktur und die übrigen Körpermasse mit Ausnahme der Caudaldornen stets unverändert. Es kann also hier nicht von einer Reduktionserscheinung im Verlauf von aufeinanderfolgender Generationen die Rede sein, sondern nur von einer Variationsbreite innerhalb der Art *Anuraea testudo* in Bezug auf das Merkmal „Grösse der Caudaldornen“.

Er trat nur 1 miktisches Tier in der Kultur auf.

C) Untersuchung nach Proben aus den Jahren 1905—1912.

Das Ergebnis meiner Beobachtungen und Kulturen steht in kontradiktorischem Gegensatz zu den Befunden Krätzschmars und so lag es nahe, an Hand von konservierten Proben aus den Jahren 1905—1912 die damals herrschenden Verhältnisse nochmals zu überprüfen. Dabei stellte sich folgendes heraus:

1. *Anuraea testudo* fehlt in den alten Proben vollständig. Da ausser Schleppnetzfängen auch eine grosse Zahl von Vertikalzügen aus diesen Jahren zur Verfügung steht, kann man nicht annehmen, dass die *testudo*-

*) Für die Caudaldornen wurde der Mittelwert für die ganze Variationsbreite von 0—10 μ berechnet. Er beweist, dass in den letzten Generationen nicht mehr Individuen mit ganz kurzen od. fehlenden Stacheln vorhanden waren als in den ersten.

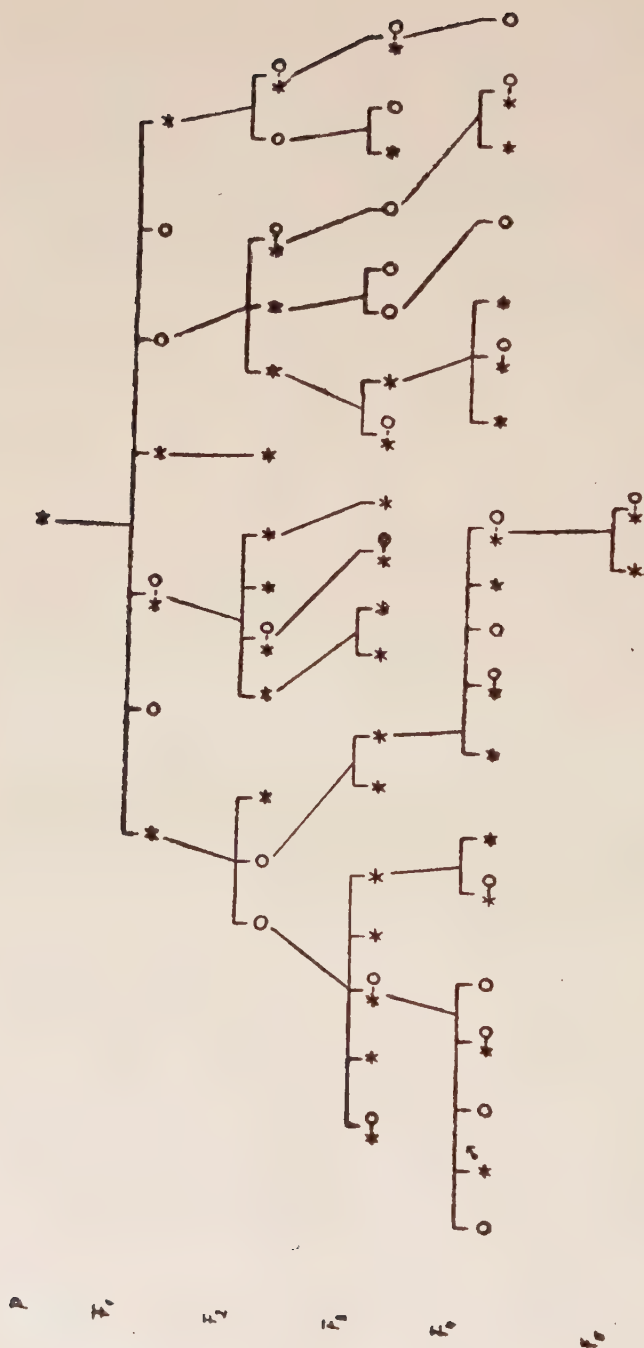


Abb. 7.

Kultur von *Anuraea testudo* aus dem Lunzer Obersee

0 = Caudaldornen	0 μ	0 μ	6 μ
*	=	"	"
*	=	"	6-10 μ

Form infolge ihres Aufenthalts in tiefen Schichten nicht mitgefangen worden wäre; gerade die Vertikalzüge wurden besonders gewissenhaft durchmustert, ohne dass ein einziges *testudo*-Individuum gefunden wurde. Es muss also als sicher gelten, dass *Anuraea testudo* im Lunzer Obersee seit dem Jahre 1910 neu aufgetreten ist. Wann das allerdings der Fall war, entzieht sich der Feststellung, da aus den Jahren des ersten Weltkrieges und den darauf folgenden keine Proben aus dem Obersee vorhanden sind. In Proben aus der Zeit zwischen 1928 und '35 ist *Anuraea testudo* bereits vorhanden.

2. *Anuraea hiemalis* trat in genau derselben Grösse und Ausbildung und derselben jahreszeitlichen und Tiefenverteilung auf wie heute. Auch in den Jahren 1905—12 zeigte die Form im Frühsommer ein starkes Maximum mit einem sehr hohen Prozentsatz von Dauer-(Pseudosexual)-Eiern.

3. *Anuraea quadrata* war auch in den Jahren 1905—12 vorhanden, doch zeigt sich ein auffallender Unterschied gegenüber den Jahren 1943—46. Während jetzt *Anuraea quadrata* im Freiland in Grösse sowie Länge und Divergenz der caudalen Dornen nicht variiert, finden sich in den alten Proben neben den typisch langstacheligen Tieren auch deutlich abweichende Reduktionsformen. Zwar bleibt die typische Panzerstruktur und -felderung der *Anuraea quadrata* stets erhalten, doch sind die Tiere auffallend kleiner, mit kürzeren und deutlich divergierenden Caudaldornen. Abb. 3/5 zeigt eine solche Reduktionsform der *Anuraea quadrata* (GL 250 μ , CD 70 μ), die nach der Carlinschen Nomenklatur nicht mehr der *quadrata*-Gruppe, sondern der *dispersa*-Gruppe zuzurechnen wäre. Ein Vergleich der Abbildungen 3/4 und 3/5 zeigt die Gleichsinnigkeit der damals im Freiland aufgetretenen Reduktion mit der heute in Kultur erzielten, nur führt die Kulturreduktion noch um einen Schritt weiter als in der Natur.

D) Zusammenfassung.

Fasst man nun zusammen, was sich für die Beurteilung der Gattung *Anuraea* aus dem Material des Lunzer Obersees ergibt, so ist es folgendes:

Es leben heute nebeneinander in diesem Biotop 3 Anureen, die sich morphologisch nach Grösse, Panzerstruktur und -felderung einwandfrei unterscheiden lassen, die auf Grund der Zuchtergebnisse in keinem verwandtschaftlichen Zusammenhang stehen (in dem Sinn, dass sich eine aus der andern entwickeln würde) und die auch in ihrem ökologischen und biologischen Verhalten (jahreszeitliches Auftreten, Tiefenverteilung, Art der Fortpflanzung, Grösse der Variabilität) stark voneinander abweichen. Ich stehe daher nicht an, mich der Ansicht Carlins (1943) anzuschliessen, der die drei Formen als *drei getrennte Arten* bezeichnet; denn es scheint mir unzulässig und dem Begriffsinhalt widersprechend, in einem Falle, wo in demselben Biotop und zur selben Zeit 3 Typen konstant unterscheidbar nebeneinander vorkommen und sich nicht vermischen, obwohl die räumlichzeitliche Gegebenheit für eine Vermischung vorhanden ist, von Rassen zu sprechen. Die Namen *Keratella quadrata*, *Keratella hiemalis* und *Keratella testudo* bestehen also ohne Zweifel zu Recht. Wenn ich es trotzdem vorziehe, den alten

Gattungsnamen *Anuraea* beizubehalten, so geschieht dies, weil ich auch für diejenigen Biologen, die über den letzten Stand der Nomenklatur auf dem Gebiet der Rotatoriensystematik nicht auf dem Laufenden sind, verständlich bleiben möchte.

Weiter ergibt sich aus dem Vergleich alter Proben aus den Jahren 1905—1911 mit dem rezenten Material die an sich äusserst bemerkenswerte Tatsache, dass das Erscheinungsbild der Gattung *Anuraea* sich im Obersee in den letzten 40 Jahren nicht unbeträchtlich verändert hat, eine Tatsache, die mir zunächst ganz unerwartet kam und über die noch in einem späteren Abschnitt gesprochen werden soll. Zieht man sie aber in Erwägung, so wird die Diskrepanz zwischen Krätzschar und meinen Ergebnissen weniger erstaunlich.

Krätzschar kommt als Resultat seiner Freilandmessungen zu einer zweigipfeligen Kurve, deren eines Maximum genau den Maszen der un-reduzierten *Anuraea quadrata* entspricht ($300\text{--}320\ \mu$ GL und $150\text{--}160\ \mu$ CD), das andere den Maszen der *Anuraea hiemalis* ($180\ \mu$ GL u. $60\ \mu$ CD). Diese beiden Maxima werden scheinbar verbunden durch die in der Grösse zwischen ihnen liegenden Reduktionsformen der *Anuraea quadrata*. Die Unterschiede in der Panzerstruktur zwischen einer stark reduzierten *Anuraea quadrata* und einer *Anuraea hiemalis* wurden entweder nicht beobachtet oder ihnen kein Wert beigemessen. So schien die Freilandbeobachtung auf eine kontinuierliche Reihe von lang- zu kurzstacheligen Formen hinzudeuten (wobei unter „kurzstachelig“ im Sinne Krätzschars die hiemalis-Formen zu verstehen sind, da die eigentlich kurzstachelige *testudo* ja fehlte). Als dann die Zucht langstacheliger *quadrata*-Tiere genau wie in meinen eigenen Zuchten zu Reduktionsformen führte, (dass diese Reduktion nach K. bis zur völligen Stachellosigkeit geht, steht allerdings im Widerspruch zu meinen Erfahrungen, ohne dass ich dafür zunächst eine Erklärung geben kann) schien der Nachweis erbracht, dass es sich bei den verschiedenen Formen von *Anuraea aculeata* um eine zyklomorphe Reihe handle, umsomehr als das Endstadium (die *Anuraea hiemalis*) in sehr hohem Masse Dauerei-Produktion zeigte. Der Schluss, dass sich aus diesem Dauerei langstachelige Formen entwickeln müssen, war naheliegend, wenn es vielleicht auch nicht ganz korrekt war, die beobachtete Reihe im Schema zu einem Ring zu schliessen, ohne dass ein so wichtiger Schritt wie die Entstehung des Ausgangsstadiums aus den Dauereiern des Endstadiums tatsächlich festgestellt werden konnte.

Ein weiterer wichtiger Punkt ist das Auftreten von Männchen. Krätzschar bringt in seiner Arbeit eine sehr schöne morphologische Beschreibung des *Anuraea*-Männchens. Als Material für diese Beschreibung dienten ihm nicht nur die in den Almtümpeln sehr häufig vorkommenden *Anuraea*-Männchen, sondern auch Tiere aus dem Obersee, wo zur Zeit des Maximums und der Dauerei-Bildung der „kurzstacheligen“ (*hiemalis*) Form, nach Krätzschars Angaben Männchen in grossen Mengen vorkamen. Dass ich in den konservierten Proben aus den Jahren 1905—12 keine *Anuraea*-Männchen fand, spricht nicht unbedingt gegen diese Angaben, da die Männchen wegen ihrer Kleinheit

und Deformierung in konservierten Proben leicht übersehen werden können und mir ausschliesslich Netzfänge zur Verfügung standen, sodass man auch mit der Möglichkeit rechnen muss, dass die Männchen durch die Netzmaschen gingen. Dass aber in den Jahren 1943—46 im Obersee keine *Anuraea*-Männchen aufgetreten sind, wage ich mit Sicherheit zu behaupten, da in dieser Zeit Schöpfproben quantitativ ausgewertet wurden und ich auch im Zusammenhang mit der Frage der Pseudosexualeier meine besondere Aufmerksamkeit auf das eventuelle Auftreten von *Anuraea*-Männchen im Obersee richtete.

Auch echte Dauereier traten im Obersee in der Zeit meiner Beobachtung weder bei *Anuraea quadrata* noch bei *Anuraea testudo* auf, sondern nur die Pseudosexualeier der *Anuraea hiemalis*. Dieselben Verhältnisse traf ich auch in den Proben aus den Jahren 1905—12. Dagegen traten in den Kulturen sowohl der *Anuraea quadrata* als auch der *testudo* miktische Weibchen und Männchen auf, wie aus dem Stammbäumen ersichtlich ist. Die Fähigkeit, Männchen zu produzieren, ist also bei beiden Arten gegeben, wenn sie auch in der normalen Umwelt wenigstens derzeit nicht zur Auswirkung kommt.

Auf diese Tatsachen sei besonders hingewiesen, da sie im Zusammenhang mit den anderen Veränderungen, die die Gattung *Anuraea* in den letzten Jahrzehnten im Obersee durchgemacht hat, an Bedeutung gewinnen.

Anuraea aculeata aus anderen Biotopen.

Nach der Klärung der Verhältnisse im Lunzer Obersee bestand nun die nächste Aufgabe darin, möglichst viel Material aus anderen verschiedenartigen Biotopen zusammenzutragen und wenn möglich Zuchten anzulegen, um so auf breiterer Basis ein Bild über das Verhalten der Gattung *Anuraea* und der zu ihr gehörigen Arten zu erhalten.

1) *Anuraea testudo*.

Ausser im Lunzer Obersee wurde *Anuraea testudo* in keinem der untersuchten Biotope gefunden. Nach Carlins Angaben kommt die Art hauptsächlich in kleinen flachen Teichen vor; aus derartigen Gewässern standen mir keine Proben zur Verfügung.

2) *Anuraea hiemalis*.

Zum Vergleich mit dem Obersee wurden vor allem andere Alpenseen herangezogen, von denen konserviertes Material zur Verfügung stand. *Anuraea hiemalis* konnte in folgenden Seen festgestellt werden: Lunzer Untersee, Erlafsee, Leopoldsteiner-See, Grundlsee, Toplitz-See, Lahngang-See, Traunsee, Wolfgangsee und Krottensee. Sie tritt stets in geringer Individuenzahl in der Tiefe als kaltstenotherme Form auf. Die Panzerstruktur und -färbung ist stets die für *hiemalis* typische. Die durchschnitt-

liche Grösse der Art wechselt von einem Biotop zum anderen (bei ebenso wie im Obersee sehr geringer individueller Abweichung von diesem Durchschnittswert) und ist in allen untersuchten Seen grösser als im Obersee, wobei auch die relative Länge der Caudaldornen zunimmt, wie die folgende tabellarische Zusammenstellung zeigt.

<i>Amoraea hiemalis</i> im:	Caudal-D.	Ges.L.	Med. Vorder-D.
Erlaufsee	60 μ	219 μ	42 μ
Krottensee	57 μ	214 μ	37 μ
Leopoldsteinersee	56 μ	200 μ	34 μ
Lahngangsee	44 μ	197 μ	33 μ
Lunzer Untersee	47 μ	182 μ	33 μ
Lunzer Obersee	36 μ	180 μ	31 μ

In manchen Seen sind die Caudaldornen der *Anuraea* etwas nach innen gekrümmt, in allen Fällen aber ist es auf den ersten Blick eindeutig klar, dass es sich um keine andere Art als *hiemalis* handeln kann. Abb. 3/6—9 gibt Tiere aus einigen der genannten Seen wieder und die Abb. 8 zeigt in derselben Darstellung wie Abb. 4 die Grössenmasse und die individuelle Variationsbreite der *Anuraea hiemalis* in den verschiedenen Seen.

Leider lässt sich über die jahreszeitliche Verteilung der *Anuraea hiemalis* in den übrigen Alpenseen nichts aussagen, da keine fortlaufenden Probenserien vorliegen. Im Lunzer Untersee, dessen Plankton unter ständiger Kontrolle steht, tritt sie das ganze Jahr über vereinzelt auf; ein Maximum oder eine Dauereibildung konnte im Gegensatz zum Obersee niemals festgestellt werden. Die Art scheint sich hier rein azyklisch fortzupflanzen.

Es wurde mehrmals versucht, *Anuraea hiemalis* aus dem Untersee in Kultur zu nehmen, doch schlugen alle diese Versuche

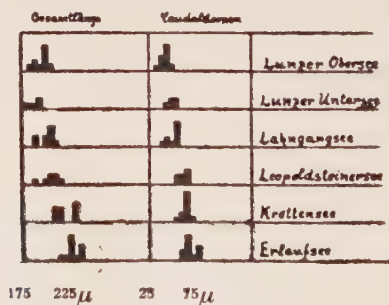


Abb. 8.

Grösse von *Anuraea hiemalis*
aus verschiedenen Alpenseen.

fehl und die Tiere gingen sehr bald ein, ohne sich fortzupflanzen. Offenbar ist es mir nicht gelungen, in der Zucht die konstanten Verhältnisse herzustellen, an die die Tiere in der gleichmässig kühlen Tiefe eines grösseren Alpensees gewöhnt sind.

In allen den untersuchten Seen war *Anuraea hiemalis* die einzige vorkommende *Anuraea*-Art. Hievon macht nur der Krottensee eine Ausnahme, in dem ausser *hiemalis* als Tiefen-Form auch noch ähnlich wie im Obersee *quadrata* als Oberflächen-Form auftritt. Auf diese Tatsache wurde bereits früher von F. Ruttner hingewiesen, doch wurde sie unter Voraussetzung der Richtigkeit der Krätzschmarschen Ansichten anders gedeutet (s. Ruttner 1937), und die beiden Arten als Oekotypen innerhalb der zyklomorphen Art *Anuraea aculeata* aufgefasst.

In allen übrigen von mir untersuchten Biotopen (Altwässer der Donau, kleinere Teiche in der Nähe von Lunz, Almtümpel) konnte *Anuraea hiemalis* nicht festgestellt werden. So ergibt sich als Resultat der Untersuchungen im Obersee, der Züchtung und der Untersuchung in anderen, zum Teil recht verschiedenartigen Biotopen ein eindeutiges Bild von den morphologischen und ökologischen Eigenschaften von *Anuraea hiemalis*, das durchaus in Einklang steht mit den von Carlin (1943) gemachten Angaben über diese Art. Es sei hier nochmals kurz zusammengefasst: *Anuraea hiemalis* hat — bei geringer Variationsbreite in den einzelnen Biotopen — eine Gesamtgrösse von 180—220 μ , gerade bis leicht nach innen gekrümmte Caudaldornen von 35—60 μ , mediale Vorderdornen von 30—40 μ Länge. Der Panzer ist zart, seine Form rechteckig, die seitlichen und die hintere Begrenzungslinie gerade. Die Felderung des Panzers ist dadurch charakterisiert, dass die erste Medianplatte nach vorne zu sehr schmal wird und so ein fast dreieckiges Aussehen gewinnt. Die Lateralplatten sind im Verhältnis zu den Medianplatten etwas nach hinten verschoben, die erste Lateralplatte ist daher die grösste. Die seitliche Begrenzung der dritten Medianplatte ist eine gerade oder leicht gebrochene Linie, die sich nicht wie bei *quadrata* gabelt, so dass die hinteren Marginalplatten wegfallen. Die Punktstruktur des Panzers ist stets mehr oder weniger deutlich vorhanden, aber zarter und weniger dicht als bei *quadrata*, beziehungsweise *testudo*. Ebenso wie im Freien zeigt sich auch in Kultur *Anuraea hiemalis* als durchaus formkonstant ohne irgendeine Andeutung von Reduktionserscheinungen oder anderer zyklomorpher Variabilität.

Anuraea hiemalis ist eine typische Seeplankton-Form, ist kaltstenotherm und lebt daher in den Alpenseen im gleichmässig tieftemperierten Hypolimnion, wo sie vor allem scheinbar in grösseren Seen das ganze Jahr über in mässiger Individuenzahl vorhanden ist und sich rein parthenogenetisch-azyklisch fortpflanzt. Im Lunzer Obersee und nach Carlins Angaben wahrscheinlich im Motalaström (Schweden) ist sie nur während

weniger Monate vorhanden, zeigt am Ende der Vegetationsperiode ein starkes Maximum, das mit der Produktion unbefruchteter Dauereier in auffallend grosser Zahl (Ruttner-Kolisko 1946) abschliesst.

Dass *Anuraea hiemalis* nach Carlin auch in stark eutrophierten Gewässern zusammen mit *Hydatina senta* und *Brachionus*-Arten vorkommt, ist erstaunlich und scheint nicht zu dem Bild zu passen, das ich von der Art, zumindesten im alpinen Gebiet gewonnen habe.

3) *Anuraea quadrata*.

In den untersuchten Alpenseen kam *Anuraea quadrata* wie bereits erwähnt, mit Ausnahme des Krottensees nicht vor. In diesem aber lebt in oberflächlichen sowohl wie auch in tieferen Schichten eine *quadrata*-Form (Abb. 3/10), die ich ohne Bedenken mit der Obersee-Form von *quadrata* gleichsetzen möchte.

Beide entsprechen am besten den Abb. 6 f—h nach Carlin, wären demnach als *Keratella quadrata* — *quadrata*-Gruppe zu bezeichnen. Carlin selbst kommt allerdings zu einer anderen Ansicht. Er bezeichnet nach dem von ihm untersuchten konservierten Material die Obersee-Form als *dispersa*-Gruppe, was begreiflich ist, da er eine Probe aus dem Jahre 1910 zur Verfügung hatte, also aus einer Zeit, wo Reduktionsformen von ausgesprochenem *dispersa*-Habitus auftraten; die Krottensee-Form nennt er *frenzeli*-Gruppe. Es ist mir weder nach Carlins Beschreibung noch nach den Zeichnungen gelungen, einen prinzipiellen morphologischen Unterschied zwischen der *frenzeli*- und *quadrata*-Gruppe festzustellen, also möchte ich bei der Bezeichnung bleiben, deren Abbildung meine Tiere am ehesten entsprechen. Ueber die, innerhalb der Art *Anuraea quadrata* von Carlin aufgestellten Gruppen im allgemeinen wird später noch zu sprechen sein.

Fehlt *Anuraea quadrata* im typischen Alpensee ganz (weder der Obersee noch der Krottensee sind ihrem Gesamtcharakter nach als „typische“ Alpenseen anzusehen), so ist sie dafür in kleineren, teichartigen Gewässern und Altwässern ziemlich regelmässig zu finden. Sie konnte in einer Anzahl von Biotopen beobachtet und auch mehrfach gezüchtet werden, da Teichformen im allgemeinen in Kultur wenig Schwierigkeiten bereiten. Von diesen Untersuchungen seien nur einige Beispiele angeführt, die das Verhalten der *Anuraea quadrata* in charakteristischer Weise beleuchten.

So kommt dieselbe Form wie im Obersee und Krottensee, wenn auch beträchtlich kleiner, auch in der Seebachlacke bei Kienberg, Nied. Oest., einem kleinen Teich mit etwa 4 m Tiefe vor. Frau Dr. F. Wawrik stellte mir freundlich ihre dort allmonatlich entnommenen Proben zur Verfügung, sodass ich das Verhalten der Form in diesem Biotop durch mehr als ein Jahr hindurch verfolgen konnte.

Anuraea quadrata ist in der Seebachlacke nicht das ganze Jahr hindurch vorhanden; sie tritt im ersten Frühjahr auf, entwickelt gegen Ende desselben und im Frühsommer ein Maximum, mit dem eine Sexualperiode verbunden ist, (ich habe in dieser Zeit Tiere mit Dauereiern gefunden aber

keine Männchen, was aller Wahrscheinlichkeit nach nur daran liegt, dass mir nur konserviertes Material zur Verfügung stand) u. wird dann gegen Ende des Sommers spärlich. Im Herbst nimmt die Häufigkeit vorübergehend wieder zu und im Winter verschwindet die Art dann vollständig aus dem Plankton.

Die Grösse von *Anuraea quadrata* schwankt in der Seebachlacke ziemlich stark. Es ist die individuelle Abweichung vom Mittelwert innerhalb der Population in jedem beliebigen Zeitpunkt wesentlich grösser als im Obersee und ebenso ändert sich dieser Mittelwert im Verlauf des Jahres nicht unbeträchtlich. Die Abb. 9 gibt diese Verhältnisse wieder. Auffallend ist der Zusammenhang zwischen Grösse und Häufigkeit. Man findet gerade zur Zeit der grössten Volksdichte, im sogenannten Maximum, die grössten Individuen, anderseits aber bei der zweiten, auf die Sexualperiode folgenden Zunahme der Häufigkeit die allerkleinsten Tiere. Die Abb. 3/11 zeigt eine *Anuraea quadrata* aus der Seebachlacke mit einem Dauerei.

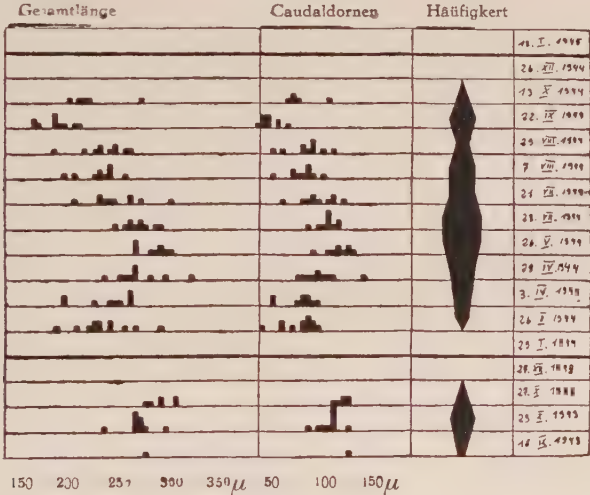


Abb. 9.
Grösse, jahreszeitliche Verteilung und Häufigkeit
von *Anuraea quadrata* aus der Seebachlacke.

Stellt man nun die Obersee- und Seebachlacken-Form von *Anurarea quadrata* einander gegenüber, so zeigen sich recht einschneidende Unterschiede im Verhalten: Die Oberseeform 350 μ gross, perennierend, im Sommer sehr spärlich, kein deutliches Maximum, keine Sexualperiode, geringe individuelle Variation, keine Aenderung der Grösse im Verlauf des Jahres; die Seebachlacken-Form: 250 μ , im Winter fehlend, mit deutlichem Maximum und Sexualperiode im Mai und Juni, grosse individuelle Variation, Schwankungen der Durchschnittsgrösse der Population im Verlauf des Jahres von 200—300 μ (die nicht zu verwechseln ist mit Grössenänderung infolge Reduktion der Hinterdornen verbunden mit Divergenz derselben, wie sie in

Kultur der Obersee-Form die Regel ist und in früheren Jahren auch im Freien vorkam). Gemeinsam ist beiden Formen die typische Felderung und Struktur des Panzers, sein äusserer Umriss und das relative Längenverhältnis von Körper- und Caudaldornen, also alle rein morphologischen Merkmale, die es nicht zweifelhaft erscheinen lassen, dass beide Formen als Vertreter der quadrata-Gruppe nach Carlin zu gelten haben.

In einigen Becken des Warmhauses der Biologischen Station in Lunz tritt regelmässig gegen Ende des Winters eine *Anuraea quadrata* auf, entwickelt sich im Lauf des Frühjahrs zu einem kräftigen Maximum, dem etwa im Mai eine Sexualperiode mit miktischen Individuen und Dauereiern folgt. Das Dauerei (Abb. 3/12) ist undurchsichtig, leicht gerunzelt und stets rundlich im Gegensatz zu den bohnenförmig eingedellten Pseudosexualeiern von *hiemalis*. Den Sommer über ist die Form bei rein amiktischer Fortpflanzung noch ziemlich reichlich vorhanden und verschwindet im Herbst. Sie hat die für *quadrata* typische Gestalt sowie Panzerfelderung und -struktur, jedoch verhältnismässig kurze und divergierende Caudaldornen, sodass sie nach Carlin der *dispersa*-Gruppe zuzurechnen ist. Es handelt sich meines Erachtens höchstwahrscheinlich um aus dem Obersee eingeschleppte Tiere, die in dem neuen künstlichen Milieu wieder zur zyklischen Fortpflanzung mit Ausbildung eines Maximum, von Männchen und Dauereiern und einer Ruheperiode übergegangen sind (dass die Art die Fähigkeit Männchen zu produzieren besitzt, geht ja aus den Zuchtergebnissen der Obersee-Form hervor) und die ihre äussere Gestalt in genau demselben Sinne verändert haben, wie sie es in Kultur zu tun pflegen. Das Aussehen der Tiere entspricht vollkommen den Reduktionsformen aus dem Obersee (Abb. 3/4), wie ich sie in Zuchten erhalten habe und wie sie in den Proben aus den Jahren 1905—12 auch im Obersee vorkamen.

Die individuelle Variation innerhalb dieser Glashauspopulation ist auffallend gering. Die Tiere haben im Durchschnitt eine Gesamtlänge von 200 μ , bei einer Länge der Caudaldornen von 43 μ . Die Abweichung von diesem Wert überschreitet 6 μ nicht.

Von dieser Population wurden einige Individuen im Februar '46 in Kultur genommen und konnten ohne Schwierigkeiten gezüchtet werden. Die Ergebnisse entsprechen vollkommen denen der Obersee-Kultur von *quadrata*, sodass auf ihre detaillierte Darstellung verzichtet werden kann. Die Gesamtgrösse und Länge der Caudaldornen wurde im Verlauf von 2 Generationen reduziert und zwar, was die Gesamtlänge betrifft bis zu demselben Grad wie bei der Obersee-Kultur; die Reduktion der Caudaldornen ging sogar noch über das dort erreichte Mass hinaus bis auf 25 μ . Im Folgenden ist die Grösse der Reduktion zusammengestellt, die die Obersee-Form nach meinen Beobachtungen unter verschiedenen Bedingungen durchmacht (wobei ein Kürzerwerden der Caudaldornen stets mit deren zunehmender Divergenz verbunden ist).

Die geringsten Veränderungen wurden hervorgerufen durch die noch unbekannten Bedingungen, die im Obersee selbst in den Jahren 1905—12 das Auftreten von Reduktionsformen bewirkten. Die Milieuänderung, die die Übertragung in die Glashaubecken der Station bedeutete, hatte eine merklich stärkere Reduktion zur Folge, noch mehr die Bedingungen meiner Obersee-Kultur; die stärkste Reduktion bewirkte die sozusagen doppelte Milieuänderung in der Kultur der Glashaustiere. Bis zur völligen Stachellosigkeit geht die Reduktion aber in keinem Fall, die Caudaldornen bleiben stets sogar noch wesentlich länger als bei *Anuraea testudo*.

	Caudaldornen	Ges. Länge
Lunz Obersee 1946 Ausgangsform	150 μ	350 μ
Lunz Obersee Red. Form 1906	70 μ	250 μ
Glashaus Lunz	43 μ	200 μ
Obersee-Kultur	35 μ	173 μ
Glashaus-Kultur	25 μ	172 μ

Im Jahre 1943 wurden die Altwässer der Donau in der Nähe von Wien untersucht, vor allem die alte Donau und das Lusthauswasser im Prater. Von der alten Donau standen auch konservierte Proben aus früheren Jahren zur Verfügung, die zusammen mit eigenen Freilandfängen folgendes Bild von dem Verhalten der dortigen *Anuraea* geben:

Struktur und Felderung des Panzers ist so wie bei den Obersee-Tieren, sodass man die Form wohl der Art *Anuraea quadrata* zurechnen muss, wenn auch die Grösse und Gestalt des Panzers nicht unwesentlich von dem bisher besprochenen Typus abweicht und sich auch in keiner der von Carlin aufgestellten Gruppen ohne Schwierigkeit unterbringen lässt; die meiste Aehnlichkeit weist sie noch mit seiner *reticulata*-Gruppe auf. (Abb. 3/13). Die medialen Vorderdornen sind im Verhältnis zu den lateralen und zum Körper sehr gross und kräftig und stark nach aussen gebogen. Die Caudaldornen dagegen sind relativ zart, leicht s-förmig gekrümmt und ihre Insertion am Panzer etwas gegen die Mitte zu verschoben. Die Struktur und Felderung ist ziemlich grob und kräftig, ähnlich wie es Carlin für seine *reticulata*-

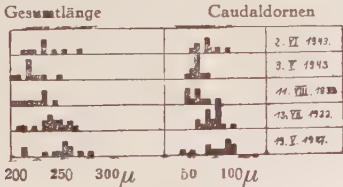


Abb. 10.
Variation von *Anuraea*
quadrata a. d. Alten Donau

Gruppe beschreibt. Die Körpergrösse unterliegt einer grösseren individuellen Variation als bei der Obersee-Form und beträgt im Mittel: $GL = 230 \mu$, $CD = 63 \mu$ und $mVD = 43 \mu$. Die beigegebene Abb. 10 zeigt die schon erwähnte ziemlich grosse individuelle Variationsbreite und anderseits die Tatsache, dass die Masse der Gesamtpopulation weder in verschiedenen Jahren noch zu verschiedenen Jahreszeiten merklichen Schwankungen unterliegen.

Dieselbe Form wie in der alten Donau findet sich auch im Lusthauswasser im Prater, nur wird sie hier etwas grösser. Die Durchschnittsmasse betragen: $260 \mu = GL$, $78 \mu = CD$ und $52 \mu = mVD$. Sie wurde ebenso wie die Form aus der alten Donau in Kultur gehalten. Die beiden Zuchten verliefen so gleichartig, dass es genügt, hier die Ergebnisse der Lusthauswasser-Kultur anzuführen.

Ebenso wie in allen früheren Zuchten reagierte auch hier *Anuraea quadrata* auf das Kulturmilieu mit Reduktionserscheinungen. Bei gleichbleibender Panzerstruktur und -färbung nahm die Gesamtgrösse der Tiere im Verlauf von 2 Generationen von 260μ auf 170μ ab und blieb von da an konstant. Ebenso erreichten die Caudaldornen nach 2—3 Generationen nur mehr eine Länge von 25μ gegenüber 78μ bei den Ausgangstieren (in Einzelfällen wurden die beiden Caudaldornen ungleich stark reduziert).

	Ges. Länge	Caudaldornen	Med. Vorderdornen	Zahl d. gemessenen Individuen
P	261	77	51	7
F ₁	224	56	46	10
F ₂	180	36	34	6
F ₃	171	27	35	12
F ₄	171	25	35	16
F ₅	172	24	37	12
F ₆	168	25	32	4

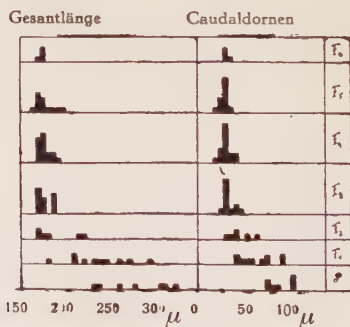


Abb. 11.
Reduktion von *Anuraea quadrata*
a. d. Lusthauswasser in Kultur

Die Länge der medialen Vorderdornen wird von der Reduktionserscheinung weniger betroffen. Die folgende Tabelle gibt eine Zusammenstellung der Mittelwerte für die einzelnen Generationen, wie sie auf Grund der Messungen der Kulturtiere gefunden wurden:

Ebenso zeigt Abb. 11 die Abnahme von Gesamtlänge und Caudaldornen im Verlauf der Kultur. Aus dieser Darstellung ist auch deutlich ersichtlich, wie die individuelle Variationsbreite der Körpermitzmaße mit zunehmender Reduktion immer geringer wird.

Auf eine Wiedergabe des gesamten Stammbaums der Kultur kann verzichtet werden. Er bringt nichts prinzipiell Neues. Miktische Tiere traten im Laufe der Zucht immer wieder vereinzelt in den verschiedenen Generationen auf. (Ueber das Verhalten im Freien, ob zyklisch oder perennierend, Auftreten von Männchen und Dauereiern kann ich keine Angaben machen, dafür liegen zu wenig Beobachtungen vor.)

Der in den Altwässern der Donau vorkommenden Form ausserordentlich ähnlich ist die *Anuraea quadrata* der Almtümpel auf der Durchlass-Alm nächst der Biologischen Station Lunz. Abb. 3/14 zeigt ein Tier aus dem Bärleitenkogel-Tümpel (GL 225 μ , CD 63/57 μ); die medialen Vorderdornen sind wie bei der Alten Donau-Form verhältnismässig gross, kräftig und stark nach aussen gekrümmt, der Panzer in der vorderen Körperhälfte am breitesten (im Gegensatz zu der Oberseeform, die am Ansatz der Caudaldornen am breitesten ist), die Panzerstruktur und -färbung ziemlich derb. Der Unterschied zwischen den beiden Formen liegt hauptsächlich darin, dass die Caudaldornen bei der einen gerade bis schwach s-förmig gekrümmt sind, bei der andern deutlich nach innen gekrümmt, wobei stets der rechte Dorn etwas länger ist als der linke.

Die Almtümpel-Form — sie ist fast in allen grösseren Almtümpeln unseres Gebietes zu finden und charakterisiert zusammen mit *Diaptomus tetricus* und *Daphnia pulex* var. *obtusa* geradezu diese Biozönose — ist natürlich zyklisch. Sie entwickelt sich gleich nach der Schneeschmelze sehr rasch zu einer grossen Individuenfülle, die den ganzen Sommer über erhalten bleibt. Im Spätsommer und Herbst findet man miktische Individuen, Männchen und Dauereier in ziemlich grosser Anzahl, worauf die Population sehr stark abnimmt; das Einfrieren der Tümpel im Winter setzt der aktiven Lebensperiode dann ein Ende.

Das Dauerei der Almtümpelform ist fast kreisrund mit einem Durchmesser von etwa 60 μ . Die Schale ist dick und undurchsichtig und trägt ein dichtes Netz von senkrechten Leisten, sodass das Ei im optischen Schnitt einen stacheligen Eindruck macht. (Abb. 3/15).

Die Form wurde im Oktober '46 in Kultur genommen, entwickelte sich gut und zeigte gegenüber anderen gezüchteten *Anuraeen* eine auffallend grosse Fortpflanzungsgeschwindigkeit (jedes Tier erzeugte im Durchschnitt 2 Junge, in den anderen Kulturen meist nur ein Junges pro Tag.) Die Zucht konnte im Verlauf von 3 Wochen auf 6 Filialgenerationen gebracht und dann aufgelassen werden, da sie nichts Neues mehr zeigte.

Als Ergebnis zeigt sich auch hier eine Reduktion der Gesamtgrösse und Stachellänge innerhalb von 2 Generationen, aber *ungleich stark beim rechten und linken Caudaldorn*. Der linke ist schon in der F₂-Generation verschwunden, der rechte wird von 65 auf etwa 25 μ reduziert und behält dann konstant diese Länge bei. Die folgende Tabelle gibt die Mittelwerte für die einzelnen Zuchtgenerationen:

	Ges. L.	Rechter C.D.	Linker C.D.	Med. V.D.	Zahl d. gemess. Individuen
P	230	64	58	42	14
F ₁	182	38	15	41	10
F ₂	162	23	0*	37	22
F ₃	168	25	0	36	21
F ₄	163	24	0	36	19
F ₅	163	20	0	35	19
F ₆	166	23	0	35	17

Die Panzerstruktur und -felderung ändert sich auch hier nicht im Verlaufe der Kultur und zeigt immer ebenso wie die Altwasserform das für *Anuraea quadrata* typische Bild. Miktische Tiere und Männchen traten in der Kultur immer wieder wahllos verstreut und nicht allzu häufig auf, jedenfalls nicht häufiger als in den anderen Kulturen, obwohl sich die Ausgangspopulation im Almtümpel zur selben Zeit in ihrer Sexualperiode befand, während die Ausgangstiere für die früheren Kulturen in einem rein amiktischen Fortpflanzungsabschnitt ihrem Biotop entnommen waren. Auch hier kann auf eine Wiedergabe des Stammbaumes der Kultur verzichtet werden.

Das Auffallende an dieser Almtümpelkultur gegenüber allen anderen ist zweifellos die ungleichmässige Reduktion der beiden Caudaldornen. Wenn auch die Tiere im Freiland gleiche oder nahezu gleiche Dornen ausgebildet haben (die Differenz zwischen rechtem und linkem Caudaldorn beträgt nach den Freilandmessungen im Durchschnitt 6 μ) und richtige valga-Formen nicht auftreten, so deutet sie doch auf eine Zusammengehörigkeit meiner Almtümpelform mit der *Anuraea valga*, die Klausener (1908) aus Schweizer Almtümpeln beschreibt und die stets nur einen Caudaldorn ausgebildet hat.

Wenn ich nun versuche, den Eindruck, den ich aus allen diesen Beobachtungen, Messungen und Kulturen aus verschiedenen Biotopen von der Art *Anuraea quadrata* gewonnen habe, zusammenzufassen, so scheint mir folgendes hervorzuheben:

Wir haben es hier mit einer extrem plastischen Art zu tun, die auf alle Milieuänderungen nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch reagiert; diese Tatsache geht schon aus der

*) 3 Ausnahmen mit einem Rudiment eines linken C.D.

Beobachtung im Freien und dem Vergleich der Populationen aus verschiedenen Biotopen hervor, aber erst die Kultur zeigt, *welche* Merkmale innerhalb eines der Abstammung nach einheitlichen Materials variieren und daher als Artmerkmale wegfallen.

Vor allem die physiologischen Umstimmungen (Zeit des Auftretens, Art der Fortpflanzung, Ausbildung von Männchen und Dauereiern) erfolgen so leicht und rasch (Vergleich Obersee- und Glashauspopulation u. das regelmässige Auftreten von Männchen in Kultur bei gleichbleibender amiktischer Fortpflanzung im Freien!), dass das biologische und ökologische Verhalten als Artmerkmal nicht in Betracht gezogen werden darf. Aber auch eine Anzahl von morphologischen Merkmalen verändert sich leicht in Kultur, so vor allem die Grösse und Gestalt der Caudaldornen, die Gesamtgrösse und die individuelle Variationsbreite der Körpermasse. Es können daher zwei Populationen aus verschiedenen Biotopen (z.B. Seebachlacke und Obersee), wenn sie sich nur in Bezug auf Zyklus und Körpermasse unterscheiden, ohne weiteres gleichgesetzt werden.

Andere morphologische Merkmale, wie die Panzerfelderung und -struktur, die Körperumrisse, die Ausbildung der medialen Vorderdornen werden dagegen mit ziemlicher Konsequenz in Kultur festgehalten und sind daher eher geeignet, als Artmerkmale zu gelten. In den Altwässern der Donau und den Almtümpeln finden sich nun Anuraea-Formen, die zwar dieselbe Panzerfelderung und -struktur zeigen wie die Obersee-Form, nur etwas gröber, die aber etwas andere Panzerumrisse haben als diese (grösste Breite im vorderen Körperdrittel, Krümmung der medialen Vorderdornen). In Kultur zeigt die Almtümpelform zudem noch die ungleichmässige Stachelreduktion die auch bei der Altwasserform ausnahmsweise manchmal vorkommt. Durch dieses Verhalten in Kultur findet man auch den Anschluss an die stets heterospine Form hochalpiner Tümpel der Schweiz.

Ich finde es nun nicht ohne weiteres zulässig, diese Differenzen zu übergehen und die Formen mit der Obersee-Form gleichzusetzen, aber andererseits genügen sie meines Erachtens auch nicht, hier bereits eine Artgrenze zu ziehen. Ich möchte daher ähnlich wie Carlin eine Unterteilung der Art *Anuraea quadrata* vornehmen und zwar in *zwei parallele Reduktionsreihen*, in denen sich die vier Gruppen Carlins ganz gut unterbringen lassen.

1. *Quadrata-Reihe*:

Charakteristik: 1) Gleichmässige Reduktion *beider* Caudaldornen verbunden mit zunehmender Divergenz. 2) Mediale Vorderdornen nicht wesentlich länger als die lateralen, schlank, gerade. 3) Grösste Breite des Panzers im hinteren Körperdrittel, beziehungsweise am Ansatz der Caudaldornen.

In diese Reihe gehören meines Erachtens alle Formen der

quadrata- und frenzeli-Gruppe Carlins, da ich einen prinzipiellen Unterschied zwischen diesen beiden nicht finden kann, weiters die dispersa-Gruppe (Carlin), die sich nach meinen Kulturen als ein Produkt der Reduktion der quadrata-Gruppe herausgestellt hat. Von meinen Formen gehört hierher die aus dem Obersee und Krottensee sowie aus der Seebachlacke und dem Glashaus.

2. *Valga-Reihe*:

Charakteristik: 1) Reduktion betrifft vor allem den linken Caudaldorn und führt zu valga-Formen. 2) Mediale Vorderdornen bedeutend länger als die lateralen, kräftig, stark gekrümmt. 3) Grösste Breite des Panzers im vorderen Körper-Drittel, kräftige Felderung.

Hierher gehören meine Altwasser-Form (und wahrscheinlich auch die reticulata-Gruppe Carlins) mit nur ausnahmsweiser Reduktion bloss eines Caudaldorns als Uebergangsglieder von der quadrata- zur valga-Reihe, dann die Almtümpel-Form mit valga-Reduktion in Kultur, weiter die valga-Form Klauseners aus hochalpinen Almtümpeln.

Die *Anuraea valga* der Tropen passt¹⁾ gut in diese Reihe in Bezug auf die Panzerumrisse (grösste Breite, Form der medialen Vorderdornen und Ausbildung stets nur eines Caudaldorns), doch hat sich hier eine Aenderung der Panzerstruktur herausgebildet²⁾, die den Rahmen der Art *Anuraea quadrata* durchbricht. Solange nicht mehr Vergleichsmaterial zusammengetragen ist, das Aufschluss darüber gibt, wie weit diese Form in sich gefestigt ist, möchte ich sie wohl noch als eigene Art

Anuraea valga bestehen lassen.

Die mit *Anuraea quadrata* aus verschiedenen Biotopen durchgeführten Kulturversuche zeigen eine ganze Anzahl gemeinsamer Züge und geben damit ein Bild von den für die Art charakteristischen Reaktionen auf Zuchtversuche.

In der folgenden Tabelle sind alle von mir durchgeführten Kulturen zusammengestellt, einerseits von *Anuraea quadrata* aus fünf verschiedenen Biotopen, anderseits von *Anuraea hiemalis* und *testudo* (rechts vom Strich). Die beiden letztgenannten Arten verändern sich in Kultur in keiner Weise, dagegen reagiert *Anuraea quadrata*, ohne Rücksicht darauf, aus welchem Biotop das Ausgangsmaterial stammt und wie gross die Ausgangstiere der Zuchten waren, auf Uebertragung in Kulturmilieu mit einer Reduktion der Gesamtgrösse auf durchschnittlich 170 μ und Reduktion der Caudaldornen auf 25–30 μ . Diese Reduktion geht stets innerhalb von 2 Generationen vor sich, sodass bereits in F₂ der Endzustand erreicht ist, von dem auch in einer durch viele Generationen durchgeführten Kultur nicht mehr abgewichen wird. Die Struktur des Panzers unterliegt keinen

¹⁾ nach dem mir zur Verfügung stehenden Material der deutschen Limnologischen Sunda-expedition und nach dessen Bearbeitung von Hauer (1937).

²⁾ Siehe Hauer Abb. 30 g.

Zucht aus:	Lunz Obersee 1944	Lunz Glashaus 1946	Wien Alte Donau 1943	Wien Lusthaus- wasser 1943	Lunz Almtümpel 1946	Lunz Obersee 1944	Lunz Obersee 1944
Bezeichnung der gezüchteten Form	„Anuraea quadrata“						Anuraea testudo
	quadrata- Reihe	quadrata- Reihe	valga- Reihe	valga- Reihe	valga- Reihe	Anuraea hiemalis	
Bezeichnung nach Carlin	„Keratella quadrata“						Keratella hiemalis
	quadrata Gruppe	dispersa Gruppe	reticulata Gruppe	reticulata Gruppe	Keratella valga	Keratella hiemalis	Keratella testudo
Dargestellt in Abbildung	3/1	3/5	3/13	3/13	3/14	3/2	3/3
	Ges. L.	195—210	220—240	250—270	230	180	135
Grösse d. Ausgangstiere (in μ)	150	40—45	60—70	75—85	64 R — 58 L	35	0—10
	Ges. L.	170	180—190	170	165	180	135
Grösse nach d. Kulturreduktion (in μ)	35	27	25—30	25	22 R — 0 L	35	0—10
	Zahl der zur Reduktion notwend. Gen.	2	2	2	2	keine Reduktion	
Aenderung der Panzerstruktur	— keine —						— keine —
In Kultur aufgetretene ♂ u. mikt. ♀	+	+	+	+	+	—	+
In Kultur aufgetretene Dauereier	—	—	—	—	—	Pseudo- sexualeier	—

Veränderungen in Kultur. In Bezug auf die Fortpflanzungsverhältnisse verhielten sich alle Kulturen gleich; ganz wahllos verstreut treten zwischen den amiktischen Tieren einzelne miktische und Männchen auf. (Abgesehen von dem schon mehrfach erwähnten, abweichenden Verhalten von *Anuraea hiemalis*). Es sind also auch die Kultureergebnisse in ihrer Gesamtheit eine schöne Bestätigung für die Tatsache, dass *Anuraea quadrata* in Bezug auf gestaltliche Veränderung eine besonders variable Art ist, die bereit und imstande ist, auf jegliche Milieuänderung mit morphologischen Veränderungen zu reagieren, was sich für den Freilanduntersucher ja schon dadurch zeigt, dass diese Art in jedem Biotop eine Standortsmodifikation aufweist. Dass dagegen *testudo* und *hiemalis* in Kultur keine Reduktion zeigen und sich auch in Freilanduntersuchungen als sehr formkonstant erweisen, ist ein Hinweis darauf, dass die beiden Formen mit Recht von *Anuraea quadrata* als andere Arten abgetrennt werden.

Im Rahmen des Vergleichs der Anuraeen in verschiedenen Biotopen bleibt nur noch die Art der Fortpflanzung und Eibildung zu besprechen.

Ueber *Anuraea testudo* ist in diesem Zusammenhang aus Mangel an Vergleichsmaterial nicht viel zu sagen. Im Obersee ist sie das ganze Jahr über vorhanden und scheint sich amiktisch, ohne Männchen und Dauereier fortzupflanzen. Auffallend ist hier nur, dass die Form der Subitaneier sehr stark variiert; es finden sich manchmal kreisrunde, manchmal längliche, oft aber auch fast rechteckige Eiformen. Ob es sich hier einfach um eine grosse individuelle Variationsbreite handelt oder ob die verschiedenen Eiformen irgendetwas mit der Art der Fortpflanzung zu tun haben, bleibt noch zu untersuchen.

Anuraea hiemalis bildet im Obersee die Pseudosexualeier, amiktische, ohne Befruchtung entstandene bohnenförmige Fortpflanzungskörper vom Habitus eines Dauereis mit dicker, undurchsichtiger, gerunzelter Schale. Eine genaue Beschreibung dieses Verhaltens wurde bereits an andere Stelle gegeben. Im Lunzer Untersee ist *Anuraea hiemalis* das ganze Jahr, wenn auch spärlich vorhanden und azyklisch. Ueber ihr Verhalten in den anderen Alpenseen kann nichts Sicheres gesagt werden, da keine Probenreihen über einen ganzen Jahresablauf vorliegen. Es ist das aber zweifellos eine Frage, die noch weiter verfolgt werden muss, gerade im Hinblick auf die Wichtigkeit der Feststellung, ob unbefruchtete Dauereier ein Artcharakteristikum für *Anuraea hiemalis* sind oder ein Ausnahmefall in einem oder dem anderen Biotop.

Dauereier von *Anuraea quadrata* wurden in verschiedenen Biotopen gefunden. Aus der *quadrata*-Reihe hat die Glashaus-Form ein rundliches, gerunzeltes Dauerei (Abb. 3/12), dagegen wurden im Obersee keine *quadrata*-Dauereier gefunden. In der Seebachlacke sieht das Dauerei genau so aus wie das Pseudosexualei der *hiemalis* im Obersee. Trotzdem glaube ich, dass es sich hier nicht um einen unbefruchteten Fortpflanzungskörper, sondern um ein echtes Dauerei handelt, obwohl ich in den Proben

aus der Seebachlacke keine Männchen fand, doch muss auch dieser Frage noch genauer nachgegangen werden. Aus der valga-Reihe sind nur aus den Almtümpeln Dauereier von rundlicher Gestalt und mit unregelmässigen Leisten (Abb. 3/15) und Männchen bekannt. Es wäre noch (falls vorhanden) interessant, Dauereier aus den Altwässern der Donau und aus den Tropen zu finden, um feststellen zu können, ob die stachelige Dauereiform vielleicht für die valga-Reihe charakteristisch ist.

Es sind also auf dem Gebiet der Dauerei-Ausbildung noch eine Menge Fragen offen, die zu verfolgen zweifellos interessant und der Mühe wert wäre. Nach dem bisher vorliegenden Material muss man allerdings sagen, dass aus Form und Ausbildung der Dauereier nicht auf die Art und Reihen-Zugehörigkeit einer Anuraea-Form geschlossen werden kann.

Algemeiner Teil

Die Hauptaufgabe, die ich mir bei der vorliegenden Arbeit gestellt hatte, die Ueberprüfung des Krätzschar'schen Zyklomorphose-Schemas der Anuraea ist nach den oben geschilderten Untersuchungen dahin zu beantworten, dass hier zweifellos keine Zyklomorphose, sondern drei voneinander getrennte Arten vorliegen, von denen allerdings die eine, Anuraea quadrata, wenigstens fakultativ einem gewissen Formwechsel unterliegt. Daraus erklären sich auch die widersprechenden Ansichten über die Auffassung der mannigfaltigen Erscheinungsformen innerhalb der Gattung Anuraea, die in der Literatur immer wieder zum Ausdruck kommen. Die Frage wurde immer alternativ gestellt: Handelt es sich um eine ganze Anzahl von Rassen und Arten oder um eine erstaunliche Variabilität innerhalb einer Art. Tatsächlich finden wir aber innerhalb der Gattung Anuraea eine Anzahl von gut gegeneinander abgegrenzten Arten *und ausserdem* einen Formwechsel innerhalb der Arten, wobei sich die beiden Phänomene, was z.B. die Merkmale der Körpergrösse angeht, überschneiden können; das heisst, es können die abgewandelten Formen einer Art bei oberflächlicher Betrachtung einer zweiten Art „zum Verwechseln“ ähnlich sehen. Auf diesen Umstand ist ja auch der Irrtum, der Krätzschar's Zyklomorphose-Schema zugrunde liegt, zurückzuführen.

Aber auch wenn man innerhalb der Gattung Anuraea von den beiden Arten Anuraea hiemalis und testudo absieht und nur Anuraea quadrata mit ihrem möglichen und tatsächlichen Gestaltsänderungen in Betracht zieht, so erscheint es mir nicht richtig, hier von einer „Zyklomorphose“ zu sprechen.

Unter Zyklomorphose versteht man in allen diesen Fällen die gesetzmässige Gestaltsänderung einer Art im Verlaufe einer Anzahl von parthenogenetischen Generationen infolge von Milieueinflüssen, die, solange die parthenogenetische Fortpflanzung

andauert, in einer bestimmten Richtung hin fortschreitet und erst durch die Amphimixis der sexuellen Fortpflanzung wieder ausgeglichen und zum Ausgangszustand zurückgeführt werden kann. Also, wie schon der Name sagt, ein *Kreislauf* von Gestaltsveränderung durch Parthenogenese und Ausgleich infolge von Geschlechtsvorgängen. Einen derartigen kreisförmigen Ablauf finden wir nun weder bei *Anuraea quadrata* noch bei den anderen Rotatorien und Cladoceeren des Planktons.

Wohl sind temporale Variationen bei ausgesprochen planktischen Rotatorien und Cladoceren eine verbreitete Erscheinung. Wir finden sie bei *Notholca longispina*, *Polyarthra platyptera*, *Triarthra longiseta* (Robert 1925); bei den verschiedenen Reihen der *Anuraea cochlearis* (Lauterborn 1904); bei *Asplanchna priodonta*, *Asplanchna amphora* und *Brachionus pala* (Wesenberg-Lund 1930); unter den Cladoceren hauptsächlich bei *Daphnia*- und *Bosmina*-Arten. In allen diesen Fällen verändert sich die durchschnittliche Gestalt der Population im Verlauf des Jahres allmählich und kehrt bei perennierenden Formen auf einer Sinuslinie wieder zum Ausgangstypus zurück; aber auch bei zyklischen Formen muss die Gestalt beim Aussterben der Population nicht am stärksten von der Ausgangsgestalt abweichen und das Auftreten der Form muss nicht mit Sexualperiode und Dauerei abschliessen, im Gegenteil finden wir häufig gegen Ende des Auftretens einer solchen variierenden Art wieder Formen, die sich stark dem Ausgangstypus nähern. Unter meinem Material bildet die *Anuraea quadrata* der Seebachlacke in der Darstellung auf Abb. 9 ein gutes Beispiel für ein solches Verhalten. Sie zeigt deutlich das wellenförmige Auf und Ab der Gestaltsänderung ohne zwangsläufige Bindung an Sexualvorgänge. Die wenigen miktischen Tiere, die gefunden wurden, traten im Mai, also zur Zeit des Maximums und gleichzeitig mit den grössten Formen auf, und die Population entwickelte sich unbeschadet der Sexualformen weiter. Es kann nun zwar durchaus sein, dass es dieselben Faktoren sind, die das Auftreten von miktischen Tieren und Männchen bewirken und die anderseits die Population veranlassen, wieder zu kleineren Formen überzugehen, aber jedenfalls liegen die Verhältnisse nicht so, dass die Sexualformen am Ende einer gestaltlichen Entwicklungsreihe auftreten und ihrerseits wieder auf dem Weg über das Dauerei zum Ausgangspunkt zurückführen.

Auch die Annahme, dass sich aus dem Dauerei immer die Ausgangsform einer Art entwickeln muss, ist hypothetisch und durch keinerlei Experimente gestützt. Natürlich entwickelt sich die Hauptmasse der Dauereier in dem Zeitpunkt, in dem die Art wieder neu im Plankton auftritt und aus ihnen schlüpfen natürlich eben diese ersten Formen; ob aber aus Dauereiern die zufällig erst später unter schon geänderten Milieuverhältnissen zur Entwicklung kommen, nicht vielleicht schon modifizierte

Formen schlüpfen, darüber ist meines Wissens nichts bekannt. Mit anderen Worten, es scheint mir durchaus nicht unmöglich, dass auch das Dauerstadium genau wie die Art als Ganzes, die Fähigkeit hat, die den gerade herrschenden Verhältnissen entsprechende Form zur Entwicklung kommen zu lassen.

Als Paradigma einer ganz klaren Koppelung von Temporalvariation und Sexualzyklus und damit einer Zyklomorphose im eigentlichen Sinn, wurden bisher immer die Verhältnisse bei *Anuraea aculeata* hingestellt, die nun aber tatsächlich nicht dem Krätzschar'schen Schema entsprechen.

Es erscheint mir daher als richtiger, in allen diesen Fällen, in denen es sich um eine vorübergehende und reversible Gestaltsänderung handelt, den irreführenden Ausdruck „Zyklomorphose“ fallen zu lassen, und lieber den neutralen und den Tatsachen entsprechenden Ausdruck „Temporalvariation“ zu verwenden. Der Begriff „Zyklomorphose“ möge auf Verhältnisse wie bei den Aphiden beschränkt bleiben, wo innerhalb eines tatsächlichen Entwicklungszyklus morphologisch andersgeartete Formen (geflügelte und ungeflügelte Generationen) miteinander abwechseln.

Die geringe Rolle, die das Auftreten von Geschlechtstieren und die Ausbildung von Dauereiern für die jahreszeitliche Variation der Rädertiere zu spielen scheint, und die Tatsache, dass selbst innerhalb derselben Art die Sexualverhältnisse von einem Biotop zum andern ausserordentlich verschieden sein können, legen die Frage nahe, worin denn nun eigentlich die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Rädertiere gelegen sein kann.

Die Erklärung, dass wenigstens von Zeit zu Zeit einmal die Vermischung des Erbgutes verschiedener Individuen innerhalb einer Art notwendig sei, um Degenerationerscheinungen zu verhüten, scheint mir nicht stichhältig, sehen wir doch bei einer ganzen Anzahl von Planktonrotatorien, dass auch bei ständiger parthenogenetischer Fortpflanzung die Art ohne Schwierigkeiten bestehen kann und der Stamm der Bdelloiden ist ein Beweis dafür, dass ganze grosse Gruppen auch ohne Amphimixis auskommen können.

Die Rädertiere sind zweifellos — wie wohl alle parthenogenetische Tierformen — von ursprünglich bisexuellen Vorfahren abzuleiten und befinden sich sozusagen auf dem Wege von zweigeschlechtlicher zu eingeschlechtlicher Fortpflanzung. Da die Erzeugung der für die Erhaltung der Arten notwendigen Mengen von Nachkommen auf parthenogenetischen Wege geschieht, so scheint der Sinn des wenigstens zeitweisen Beibehaltens der geschlechtlichen Fortpflanzung darin zu liegen, dass auf diesem Wege Dauerstadien erzeugt werden können, die imstande sind, ungünstige Umweltsbedingungen zu überdauern. Es gibt zwar

auch noch andere Wege um dieses Ziel zu erreichen, wie die Süßwasserschwämme mit ihrem Gemmulae oder die Tardigraden beweisen, doch stellt die einzellige Zygote ohne Zweifel ein besonders günstiges Stadium zur Ausbildung einer Cyste dar. Dass übrigens auch die Rädertiere sozusagen schon auf die Idee gekommen sind, man könne solche Dauerstadien auf ungeschlechtlichem Wege erzeugen, beweisen die Pseudosexualeier der *Anuraea hiemalis*.

Dass die Erzeugung von Dauerstadien der Hauptzweck aller sexuellen Vorgänge bei Rädertieren ist, beweist meines Erachtens der Umstand, dass wir Sexualperioden mit miktischen Weibchen und Männchen hauptsächlich in den Fällen vorfinden, wo die Aussenumstände ein aktives Leben das ganze Jahr über unmöglich machen (z.B. bei *Anuraea quadrata* der Almtümpel). Lässt sich's aber in einem Biotop während des ganzen Jahres leben, so wird auf Sexualperiode und Dauerei und damit auch auf alle genetischen Vorteile der Amphimixis mit Leichtigkeit verzichtet. (Vergleich *Anuraea quadrata* im Lunzer Obersee und im Glashaus; in letzterem Falle spielt nicht die Temperatur, wie in den Almtümpeln, sondern wahrscheinlich das im Winter spärliche Futter die ausschlaggebende Rolle und zwingt zur Ausbildung von Dauereiern).

Es ist daher wohl nicht am Platz bei der Beurteilung von Rädertierarten allzu viel Gewicht auf das Auftreten von Sexualformen und die Ausbildung von Zyklen zu legen. Dagegen hatte ich erwartet, dass die morphologischen Merkmale der Dauereier (Form, Ausbildung von Runzeln und Leisten) soweit solche Dauereier überhaupt auftreten, einen Hinweis auf verwandtschaftliche Zusammenhänge geben würden, gerade weil wir in den Dauereiern ein Stadium der primitiveren sexuellen Fortpflanzung vor uns haben, das ausserdem der Einwirkung von Milieueinflüssen wie man glauben sollte, besonders wenig ausgesetzt ist. Tatsächlich haben sich aber bei den von mir untersuchten *Anuraea*-Arten keine Zusammenhänge zwischen Dauereiform und Verwandtschaft zeigen lassen, sodass man also doch annehmen muss, dass die Ausgestaltung des Dauereis funktionell bedingt ist.

Die Beobachtung, dass sich das Bild der Gattung *Anuraea* im Lunzer Obersee in den letzten 40 Jahren nicht unbeträchtlich gewandelt hat, rollt eine ganze Anzahl von Fragen und Problemen auf. Um die Tatsachen nochmals kurz zusammenzufassen: Zur Zeit der Krätzschar'schen Untersuchungen war *Anuraea testudo* noch nicht vorhanden, *Anuraea quadrata* zeigte Reduktionsformen und nach Krätzschar's Angaben traten im Sommer Männchen auf. Was können nun die Ursachen dafür sein, dass *Anuraea testudo* in der Zwischenzeit neu aufgetreten ist, *Anuraea quadrata* keine Reduktionserscheinungen mehr zeigt und alle drei Formen sich ungeschlechtlich fortpflanzen! Es ist

klar, dass man darüber nur Vermutungen aufstellen und keine sicheren Angaben machen kann, umsomehr, als die Probenserie eine Lücke von einigen Jahren aufweist und darnach schon die selben Verhältnisse vorliegen wie heute.

Zunächst taucht natürlich die Frage auf, ob und was sich in den Biotop Obersee in den letzten 40 Jahren verändert hat und da ist als irgendwie auffallende Erscheinung vor allem das neue Auftreten von *Elodea canadensis* zu nennen, die sich nachdem sie einmal im Zuge ihrer Ausbreitung in Mitteleuropa den Obersee erreicht hatte, dort ganz ausserordentlich intensiv vermehrte und auch heute noch einen dichten Vegetationsrasen an den flachen Ufern des Sees bildet. Dieser neue Bestandteil der See-biocoenose hat aber im Allgemeinen keine Veränderung im Plankton hervorgerufen und es scheint mir daher recht fragwürdig, ob man *Elodea* direkt oder indirekt mit den Veränderungen, die gerade diese eine Gattung *Anuraea* zeigt, in Verbindung bringen darf.¹⁾

Jedenfalls muss man annehmen, dass *Anuraea testudo* von einem anderen Biotop eingeschleppt wurde, ob in Zusammenhang mit *Elodea* oder unabhängig davon, ist ja wohl auch nicht sehr von Belang. Das Neuauftreten und die scheinbar rasche und intensive Ausbreitung der nahe verwandten Art mag nun die Lebensmöglichkeiten der beiden schon vorhandenen *Anuraea*-Arten verändert haben, eine Erscheinung, die wir ja oft beobachten können, wenn eine Art in den Lebensraum einer nahe verwandten eindringt. Warum diese Veränderung bei *Anuraea quadrata* zum Verschwinden der Reduktionsformen führte, bei *Anuraea hiemalis* zur parthenogenetischen Produktion von Dauereiern bleibt völlig unklar. (In letzterem Falle muss man auch noch mit der Möglichkeit rechnen, dass die Angaben Krätzschmars auf einen Irrtum in seinen Aufzeichnungen beruhten, die von ihm bearbeiteten Männchen tatsächlich alle aus den Almtümpeln stammten und *Anuraea hiemalis* auch schon damals Pseudosexualeier produzierte). Schliesslich wäre es auch noch möglich, dass die damals gefundenen Männchen zu *Anuraea quadrata* gehörten und diese Art gleichzeitig mit dem Verschwinden der Reduktionsformen auch die sexuelle Fortpflanzung aufgegeben hat, wogegen allerdings die Tatsache spricht, dass ich in den alten Proben nicht nur keine Männchen, sondern auch keine *quadrata*-Tiere mit Dauereiern fand.

Kurzum alles, was man über die Gründe der Veränderung der Gattung *Anuraea* im Obersee in den vergangenen 40 Jahren aussagen kann, sind mehr oder minder leere Vermutungen, die man zweifellos auch noch weiter ausspinnen könnte bis zu der Annahme, es liege hier ein spontaner, sich vor unseren Augen ab-

¹⁾ Weiters wurde der Obersee in dieser Zeit etwas aufgestaut aber auch dieser Eingriff hat sich, soweit bekannt, auf die Lebensgemeinschaft im See nicht ausgewirkt.

spielender Evolutionsvorgang vor. Da aber diese Verhältnisse meiner Meinung nach einer exakten experimentellen Analyse unzugänglich sind, scheinen mir auch alle darüber angestellten Vermutungen mehr oder minder müssig und es bleibt nur übrig, die gefundenen Tatsachen zu registrieren und die dadurch aufgeworfenen Probleme offen zu lassen, bis sie vielleicht einmal durch die Aufdeckung analoger Verhältnisse auf Grund eines dann grösseren Tatsachenmaterials befriedigend gelöst werden können.

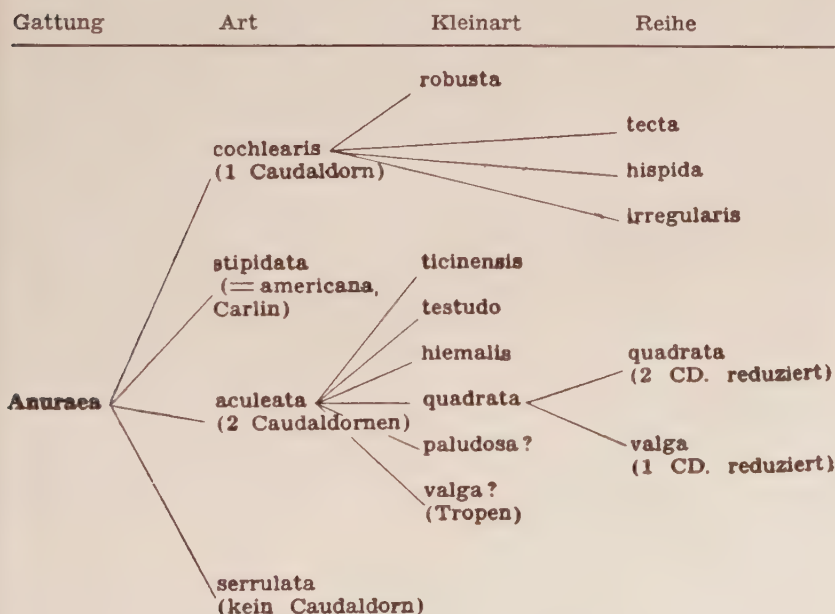
Da sich also die so bestechend einfache Ansicht Krätzschmars über die zyklomorphe Zusammengehörigkeit aller *Anuraea aculeata*-Formen leider als unzutreffend herausgestellt hat, so besteht nun die Notwendigkeit, sich mit der erstaunlichen Formenfülle innerhalb dieser Gattung in anderer Weise auseinander zu setzen. Gerade bei einer so plastischen und variablen Gattung stösst die Unterbringung in starren systematischen Kategorien auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten: alles ist so sehr im Fluss, dass wir überall, wo wir Grenzen zu ziehen trachten, Zwischenformen und Uebergänge finden, die sich der Einordnung widersetzen. Dazu kommt, dass der Umfang der Einheiten, die wir als Arten zu bezeichnen genötigt sind, da sie sich trotz gegebener Möglichkeiten nicht untereinander vermischen, durchaus nicht immer gleich gross ist. So unterscheiden sich die beiden Arten *Anuraea hiemalis* und *testudo* untereinander und von *Anuraea quadrata* nur durch eine verhältnismässig geringe Zahl von Merkmalen; dagegen fallen die Unterschiede zwischen den drei genannten Arten und *Anuraea cochlearis* viel mehr in die Augen. Dadurch ergibt sich der Eindruck einer näheren beziehungsweise entfernteren Verwantschaft dieser Arten und damit wiederum das Bedürfnis, sie in Gruppen zusammenzufassen. Um diesem Bedürfnis Rechnung zu tragen, wäre es nun eigentlich notwendig, die Gattung *Anuraea* in 2 Gattungen aufzulösen; da mir aber derartige Neueinführungen von Namen für bereits bestehende Einheiten und Aenderung schon lange bestehender Einheiten ausserordentlich widerstreben, da sie, wie mir scheint, weit mehr zur Verwirrung als zur Klärung der Verhältnisse beitragen — vor allem für alle diejenigen, die nicht gerade Spezialisten dieses Teilgebietes sind, so will ich lieber die beiden alten Arten *Anuraea cochlearis* und *Anuraea aculeata* beibehalten. Zu denen noch wohl *An. stipidata*, mit der äusseren Form der *cochlearis* und dem Plattenmosaik der *aculeata* (Brehm?) und *An. serrulata* als zwei weiteren Arten kommen, die mir leider aus eigener Erfahrung unbekannt sind. *An. testudo*, *hiemalis* und *quadrata* sind dann als Kleinarten der alten *An. aculeata* unterzuordnen.

Wie innerhalb der Art *Anuraea cochlearis* die Verhältnisse liegen, kann ich auf Grund eigener Experimente leider nicht beurteilen, doch scheinen mir die Literaturangaben darauf hinzu-

deuten, dass hier eine ähnliche Reihenbildung und Abspaltung von Kleinarten vorliegt wie bei *Anuraea aculeata*. Ein klares Bild würde auch hier erst die Individualzucht der tecta-, hispida- und irregularis-Reihe (nach Lauterborn 1900, 1904) bringen. Die robusta-Form scheint wohl eine ähnliche, stabil gewordene Abspaltung als Kleinart zu sein, wie meine hiemalis und testudo.

Die Unzahl von Formen, die innerhalb der Gattung *Anuraea aculeata* beschrieben und benannt worden sind (siehe Seite 35, Edmondson und Hutchinson 1934), werden sich bei genauer Untersuchung, wie ich hoffe, ganz gut in den beiden Reduktionsreihen der *Anuraea quadrata* oder als Kleinarten neben *quadrata* unterbringen lassen.

Das System der Gattung *Anuraea* sieht nun meiner Ansicht nach folgendermassen aus:



Ueber die Charakteristik der beiden Reihen von *Anuraea quadrata*, beziehungsweise die dazugehörigen Formen wurde im speziellen Teil schon gesprochen, ebenso über die Unsicherheit der Stellung der Tropen-valga.

Durch diese Zusammenfassung in Umwandlungsreihen einerseits und andererseits die Aufstellung von Kleinarten für diejenigen Formen, die sich schon stabilisiert haben und keine bedeutende Variabilität mehr zeigen, ist es vielleicht am ehesten möglich, die Beziehungseinheiten zu schaffen, die wir unbedingt brauchen, um uns verständlich machen zu können und dabei

doch der Dynamik des Vorgangs der Aufspaltung bei einer so plastischen Art wenigstens einigermaßen gerecht zu werden.

Es drängt sich unwillkürlich die Frage auf, womit diese grosse Variabilität der Gattung *Anuraea* wohl zusammenhängt und dazu ist verschiedenes anzuführen:

Als erstes mag da der Lebensraum Süsswasser an sich eine Rolle spielen. Jeder einzelne See, jeder Teich, jeder Tümpel stellt einen so in sich geschlossenen Biotop mit ausserordentlich geringen Austauschmöglichkeiten dar, dass der für die Herausbildung von Rassen und Arten so wichtige Faktor der Isolation in hohem Masse gegeben ist. So finden wir denn auch in ganz verschiedenen Tierstämmen, die das Süsswasser besiedeln diese Erscheinung der Aufspaltung in viele Lokalformen, so z.B. unter den Fischen bei den Coregonen, unter den Krebsen bei den Cladoceren und unter den Würmern bei den Rotatorien.

Ein weiterer Faktor, der zweifellos in Rechnung zu ziehen ist, ist die Parthenogenese. Bei vorwiegend, beziehungsweise ausschliesslich eingeschlechtlicher Fortpflanzung werden einmal eingetretene Erbänderungen nicht oder nur wenig durch Kreuzung verwischt und können, falls sie für das Fortbestehen der Art günstig oder nur gleichgültig sind, ganz oder nahezu im vollen Umfang erhalten bleiben. Es kommt also zur geographischen noch eine physiologische Isolation hinzu und es versteht sich von selbst, dass die erstere eine umso geringere Rolle spielt, je mehr die sexuelle Fortpflanzung zu Gunsten der Parthenogenese unterdrückt wird, da sie ja nur die geschlechtliche Vermischung mit anderen Populationen verhindern soll. Bei rein azyklischen Formen haben wir eine vollständige physiologische Isolation vor uns, die von der geographischen Isolation unabhängig geworden ist. Diese Verhältnisse treffen für die Cladoceren und die Rotatorien im gleichen Masse zu und tatsächlich finden wir auch gerade in diesen beiden Gruppen eine ganz auffallend grosse Formenfülle.

Diese beiden Faktoren können aber selbstverständlich nur dann wirken, wenn überhaupt Erbänderungen auftreten und dass dies bei *Anuraea* in auffallend hohem Masse der Fall ist, scheint mir ein Charakteristikum der Gattung zu sein, ebenso wie zum Beispiel der Besitz eines mit Dornen bewehrten Panzers. Leben doch eine ganze Anzahl von Rädertiergattungen unter denselben Verhältnissen ohne solche Aufspaltungserscheinungen zu zeigen. (z.B. die Familie der Melicertiden, Flosculariiden und viele litorale Rotatoriengattungen). Die Gattung *Anuraea* befindet sich eben in einem Stadium der Labilität und des „Aufblühens“, eine Erscheinung, die uns vielleicht im Kleinen das widerspiegelt, was ganze Tierstämme mit ihrem Aufblühen in bestimmten geologischen Epochen zeigen.

Es fragt sich nun, wie weit wir überhaupt berechtigt sind,

von Rassen und Arten zu sprechen, in diesem Fall der Anuraea, wo alle genetischen Kriterien versagen. Da wir bei parthenogenetischen Formen keine Kreuzungsexperimente machen können, wissen wir letzten Endes auch nie mit Sicherheit, ob wir es mit Lokalvariationen, Dauermodifikationen, Mutationen, Rassen oder Arten im Sinne der Genetik zu tun haben. „Die Kategorie der Art, die festerliegend und daher weniger willkürlich ist als die übrigen Kategorien, gibt es bei sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Organismen überhaupt nicht. Alle Kriterien des Artbegriffes brechen bei derartigen Formen zusammen.“ (Dobzhansky S. 227). Sie weichen einem fließenden Uebergehen von kleineren zu grösseren Differenzen, die sich in zunehmendem Masse gegen Ausseneinflüsse stabil erweisen und die wir in dem Moment mit Recht als distinkte „Arten“ unterscheiden, wo sie im selben Lebensraum morphologisch einwandfrei unterscheidbar auftreten. Denn dann müssen die Unterschiede bereits erblich festgelegt sein, sonst würden sie durch die gleichartige Milieueinwirkung früher oder später wieder ausgeglichen werden.

Wir haben also sozusagen zwei Endpunkte, wo wir sichere Aussagen machen können, einerseits die Temporalvariation als zweifellos modifikatorische Gestaltsänderung in aufeinanderfolgenden Generationen ein und derselben Art im selben Biotop und andererseits nebeneinander lebende, von einander abweichend gestaltete erbliche Arten. Dazwischen liegt die ganze Fülle von mehr oder weniger stark abweichenden Formen in mehr oder weniger stark veränderten Biotopen, für die wir weder systematische noch genetische Kategorien definitionsgemäss richtig heranziehen können, die wir daher weitgehend gefühlsmässig reihen und die trotzdem, oder vielleicht gerade deshalb ein abgerundetes und daher einigermaßen befriedigendes Bild vom Strom des Lebendigen bieten, dessen Breite die Mannigfaltigkeit und dessen Gefälle die Evolution darstellt.

Zusammenfassung.

1) Die verschiedene Beurteilung der Formenmannigfaltigkeit von *Anuraea aculeata*, einerseits als zyklomorphe Stadien einer Art (Kraetzschmar), anderseits als verschiedene Rassen und Arten (Carlin) waren der Anlass zur neuerlichen Ueberprüfung dieser Verhältnisse.

2) Die Untersuchungen wurden am Material aus dem Lunzer Obersee — mit dem auch Krätzschmar bei der Aufstellung seines Zyklomorphose-Schemas gearbeitet hat — und aus verschiedenen Altwässern, Teichen und Tümpeln durchgeführt.

3) Es wurden variationsstatistische Freilanduntersuchungen und Individualkulturen durchgeführt.

4) Im Lunzer Obersee wurde auf Grund dieser beiden Methoden das Vorhandensein von drei gesonderten Arten festgestellt, die sich morphologisch durch Grösse, Panzerstruktur und Ausbildung der Caudaldornen unterscheiden und in Kultur sich nicht auseinander entwickeln. Sie werden in Anlehnung an Carlin *Anuraea quadrata*, *Anuraea hiemalis* und *Anuraea testudo* genannt. Das Krätzschar'sche Zyklomorphose-Schema stellte sich als unrichtig heraus.

5) *Anuraea testudo* entspricht vollkommen der Carlin'schen Beschreibung, was Grösse, Panzerstruktur und Panzerfelderung anlangt. Sie zeigt eine individuelle Variationsbreite der Caudaldornen von 0—10 μ , ist im übrigen formkonstant, ohne Temporalvariation und azyklisch.

6) *Anuraea hiemalis* entspricht auch der von Carlin gegebenen Diagnose. Panzer zart mit artcharakteristischer Felderung, keine Variation, Auftreten im Obersee nur im Frühjahr und Frühsommer. Abschluss des Zyklus durch Pseudosexualeier, das sind unbefruchtete Fortpflanzungskörper vom Habitus eines Dauereies. *Anuraea hiemalis* wurde auch in fast allen untersuchten Alpenseen als kaltstenotherme Tiefenform festgestellt, scheint in diesen Biotopen aber das ganze Jahr über und azyklisch aufzutreten.

7) *Anuraea quadrata* tritt derzeit im Obersee ohne Variation auf, zeigt aber in Kultur Reduktion von Grösse und Caudaldornen. Dieselbe Erscheinung trat auch vor 40 Jahren im Obersee auf, wie sich an Hand von konserviertem Material feststellen lässt.

8) In verschiedenen anderen Biotopen tritt *Anuraea quadrata* in mehr oder weniger abweichenden Varianten auf. Gemeinsam bleibt immer die Felderung und Struktur des Panzers und die Reduktion der Caudaldornen in Kultur.

9) Je nachdem ob die Reduktion beide oder nur einen Caudaldorn betrifft, werden zwei Reduktionsreihen, die *quadrata* und die *valga*-Reihe aufgestellt und als systematische Einheiten verwendet.

10) Die Gattung *Anuraea* wird demnach folgendermassen gegliedert: 1. in 4 Arten: *Anuraea cochlearis*, *Anuraea stipidata*, *Anuraea aculeata*, *Anuraea serrulata*. 2. Die Art *Anuraea aculeata* in die Kleinarten *Anuraea quadrata*, *Anuraea hiemalis*, *Anuraea testudo* (und einige andere). 3. *Anuraea quadrata* in zwei Reihen mit zunehmender Reduktion beider Caudaldornen (*quadrata*-Reihe) oder nur eines Caudaldorns (*valga*-Reihe), in die sich die Standortformen der verschiedenen Biotope einordnen lassen.

11) Die Begriffe von Rasse und Art im strengen Sinn der Systematik und Genetik können bei eingeschlechtlicher Fortpflanzung nicht aufrecht erhalten werden. Die Einordnung in Kategorien ist daher einigermassen willkürlich und soll vor allem

die Dynamik der Gestaltsänderung so weit als möglich zum Ausdruck bringen.

12) Der Begriff der Zyklomorphose als zwangsläufige Kopplung von Gestaltsänderung und sexueller Fortpflanzung wird für die Rädertiere abgelehnt und die Temporalvariation und der Sexualzyklus als zwei voneinander unabhängige Phänomene hingestellt.

13) Die sexuelle Fortpflanzung der Rädertiere wird so aufgefasst, dass ihre Bedeutung nicht so sehr in der Vermischung des Erbgutes als in der Erzeugung von Dauerstadien liegt.

L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S.

- AHLSTRÖM E. H. 1943: A revision of the rotatorian genus *Keratella*, with descriptions of three new species and five new varieties. Bull. Amer. Mus. Hist. 80.
- BREHM V. Die Mikrofauna der Lagune Petten (Jukatan).
- CARLIN-BÖRJE, 1943: Die Planktonrotatorien des Motalastrom. Meddelanden från Lunds Universitets Limnologiska Institution No. 5.
- DIEFFENBACH K. u. SACHSE R. 1911: Biologische Studien an Rädertieren in Teichgewässern. Int. Rev. Hydrob. Biol. Suppl. Serie 3.
- DOBZHANSKY TH., 1939: Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Fischer-Jena.
- EDMONDSON W. T. u. HUTCHINSON G. 1934: Report on Rotatoria. Jale North India Expedition. Mem. Conn. Acad. Arts and Sciences. Vol. 10, New Haven.
- EHRENBERG C. G. 1832: Ueber die Entwicklung und Lebensdauer der Infusionstiere. Phys. Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss. Berlin
- HARRING H. 1913: Synopsis of the Rotatoria. Smithsonian Instit. U. S. National Museum Bull. 81, Washington.
- HARTMANN O. 1918: Studien über den Polymorphismus der Rotatorien mit besonderer Berücksichtigung der *Anuraea aculeata*. Arch. Hydrob. Bd. 12.
- HAUER J. 1937: Die Rotatorien von Sumatra, Java und Bali nach den Ergebnissen der deutschen limnologischen Sunda-Expedition. Arch. Hydrob. Suppl. 15.
- HEBERER G. 1943: Die Evolution der Organismen. Fischer-Jena.
- KOLISKO A. 1938: Beiträge zur Erforschung der Rädertiere auf Grund von Individualzuchten. Arch. Hydrob. Bd. 33.
- KRÄTZSCHMAR H. 1908: Ueber den Polymorphismus von *Anuraea aculeata* Ehrbg. Int. Rev. Hydrob. Bd. 1.
- 1913: Neue Untersuchungen über den Polymorphismus von *Anuraea aculeata* Ehrbg. Int. Rev. d. Hydrob. Bd. 6.
- LAUTERBORN R. 1893: Ueber Periodizität im Auftreten und in der Fortpflanzung einiger pelagischer Organismen des Rheins und seiner Altwässer. Verh. Naturhist. med. Ver. Heidelberg. Bd. 5.
- 1898: Zyklische Fortpflanzung limnetischer Rotatorien. Biol. Zbl. 18.
- 1900 u. 1904: Der Formenkreis von *Anuraea cochlearis* I. u. II. Verh. Naturhist. mediz. Ver. Heidelberg. Bd. 6 u. 7.
- LUCKS R. 1912: Zur Rotatorienfauna Westpreussens. Danzig.

- OLIFAN W. J. 1937: Polymorphismus von *Anuraea aculeata* in kleinen Becken der Umgebung der Station Swenigorod. Wiss. Ber. Mosk. Univ. Biol. 9.
- OLOFSSON O. 1918: Studien über die Süßwasserfauna Spitzbergens. Zool. bitr. fr. Upsala. Bd. 6.
- ROBERT H. 1925: Sur la variabilité de quelques espèces planoniques du lac de Neuchatel. Ann. Biol. lacustre. Bd. XIV, Bruxelles.
- RUTTNER F. 1937: Oekotypen mit verschiedener Vertikalverteilung im Plankton der Alpenseen. Int. Rev. Hydrob. Bd. 35.
- RUTTNER-KOLISKO A. 1946: Ueber das Auftreten unbefruchteter „Dauereier“ bei *Anuraea aculeata*. Oest. Z. Z. Bd. 1, Heft 1/2.
- SUOMALAINEN E. 1944: Zu den Chromosomenverhältnissen und dem Artbildungsproblem bei parthenogenetischen Tieren. Sitz. Ber. Finn. Akad. d. Wiss. Helsinki 1945.
- VOIGT M. 1904: Die Rotatorien und Gastrotrichen der Umgebung von Plön. Forschungsbericht Biol. Stat. Plön, Bd. 11.
- WEBER E. F. 1898: Faune rotatorienne du bassin de Léman. Rev. Suisse de Zoologie. Tom. 5. Geneve.
- WESENBERG-LUND C. 1904: Studier over de danske Soers. Plankton. Kopenhagen.
- 1908: Plankton-investigations of the Danisk lakes. General part. Kopenhagen.
- 1930: Contributions to the Biology of the Rotifera. Part 2. The periodicity and Sexual Periods. Kopenhagen.
- WOLTERECK R. 1931: Vererbung und Erbänderung. Aus „Das Lebensproblem“.

Biological productivity of reservoirs

With special reference to the Aswan Reservoir (Egypt)

by

G. ABDIN Ph. D., F.L.S.

During the past fifty years attempts have been made to classify lakes on various limnological bases. Very little, however, was definitely known until the fundamental researches of Naumann and Thienemann were published in 1919 and 1928 respectively. Naumann working from the point of view of bottom deposits and of biological productivity; Thienemann from the point of view of bottom fauna and bottom oxygen supply.

Investigations by other workers: Ström (1927) and Fritsch (1931) have done much to further the establishment of this classification. The sum contribution of all these attempts constitute the basis of a classification which is now a familiar one in biological literature, viz., oligotrophic, eutrophic and dystrophic types.

Nevertheless, as might be expected, a number of lakes apparently occupy a border-line position between these types and there are still differences of opinion as to whether the dystrophic types can be regarded as of the same rank as the eutrophic and oligotrophic. However, allowing for these disadvantages, one can consider it to be the best classification which has so far been developed.

In reservoirs, in general, the conditions influencing planktonic and littoral algal communities differ from that in a typical lake. The most important peculiarity consists in a constant renewal of water, which of course affects the whole organic life in the so-called river-lakes. This last term has been proposed by Coker (1914). It expresses the profound differences that exist between a typical lake and such a body of water directly connected with the river.

The main difference between a river-lake habitat and that of a typical lake is the existence of a current. Water is always moving in one direction. There is thus a continuous supply of dissolved and suspended mineral and organic matter brought in, either from drainage water or from the main course of the river. Part of this supply may be deposited as sediment but the remainder ultimately reaches the sea. Deposition of silt increases the fertility but an excess is certainly deleterious, because the layers of water above the silt become deoxygenated and the flora then

Reservoir	Lake Keokuk - Mississippi River	Santo Amaro Reservoir — Brazil
Author	P. S. Galtsoff 1923-1924	H. Kleerkoper - 1939
Physiography	The lake has been formed by damming the Mississippi River. The lake extends from Keokuk dam northwards as far as Oguswaka and covers the area of about 60 miles length and is about 2 miles wide.	Lake has been formed by damming of the Guarapiranga River in 1907. So a 35 kms area was overflowed.
From where supplied	Partly from another Reservoir and partly from rainfall (Annual rainfall over the upper Mississippi basin averages 5.2 inches).	Inflowing water of several rivers and streams.
Lake bottom	Bottom covered with soft brown mud. The bed of the river forms series of steps causing rapids and islands. The depth of the lake gradually increases near the dam attaining 37 feet.	Bottom is granitic gneiss, mica & schists of the archean era. Bottom of lake strongly irregular; its greatest depth is 13 metres. Mean depth being 5.7 metres.
Temperature records	The water in July & August was exceedingly warm. The highest temperature was 31.1° C in July. The temperature is distributed uniformly through the different depths. The maximum difference between surface and bottom temp. at the time of investigation was only 3.5° C. On windy days the distribution of temp. became more uniform.	The highest registered was 31° C in Feb. 1937; at surface. The greatest difference between the temp. of the surface and the bottom that could be observed was 6° C. The mean temp. of water was usually above that of the mean temp. of air. Elevations of temp. of water just above the bottom have been registered and was explained by process of decomposition taking place in the mud. During the summer 2 thermoclines could be observed at several stations. Characteristic features of thermal behaviour of subtropical lakes were revealed.
Transparency	The water of the Mississippi River is muddy even at its lowest stages. Transparency in lake Keokuk varies between 33 cm. in the upper part of the lake to 84 cm. near the dam.	Colour of the water in the lake varies from yellowish to yellowish brown oscillating between 50.0 to 160.0 of the platinum cobalt scale.

Yan Yean Reservoir - Australia	Aswan Reservoir - River Nile
G. S. West - 1909	Present Investigation
<p>The formation of the Reservoir began in 1853 by the construction of an embankment $\frac{5}{8}$ miles in length. It has a superficial area of about 1460 acres.</p>	<p>Lake formed by damming the river at Aswan. The dam was built stretching from side to side of the valley a distance of 2 kms and was completed in 1902; it was heighthened twice and now has a height of 40 m. and stores 5300 million tons of water. The Reservoir ponds up water as far back as the second cataract.</p>
<p>Partly from the rainfall in the catchment basin. But the chief part of the water supply, some six sevenths of the total volume, comes along an aquaduct from another Reservoir, Toorourong Reservoir. Average rainfall 28.5 inches.</p>	<p>Aswan Reservoir area is practically rainless. Stored water is supplied from Blue Nile, Atbara & White Nile. When it is necessary to use stored water at Aswan, the water drawn out is replaced from Gebel Aulia Reservoir, another dam farther south.</p>
<p>Granitic and silurian.</p>	<p>Granite, with very little amount of deposit silt. It is on account of this silt in water that the flood water cannot be stored as much of it would be deposited in the Reservoir.</p>
<p>The temp. of water are surface temperature taken at a depth of from 1—2 inches below surface. The lowest recorded temp. was 10° C which occurred in July, Aug. & Sept. The highest temp. was 24.4 in Feb. Air temp. showed a greater range of variation from 11.1° C on October to 35.6 on January. The temp. of air and water exactly coincided at 12.2° C on June 1905.</p>	<p>Climate in winter is pleasant but rather hot in summer. The hottest months being July & Aug. The coldest Jan. & Feb. The highest surface water temp. reached was 29.5° C in Aug. 1942, and the lowest was 15.5 in Feb. 1942. With regard to vertical distribution of water temperature, the Reservoir is characterised by absence of a thermocline. The maximum difference between top and bottom temperatures was 1.3° C on May 1942. On windy days the distribution of temp. became more uniform.</p>
<p>Not investigated.</p>	<p>Water in April, May & June contains much suspended organic matter so it gives the water a fine green tinge. With the advent of flood, the algal matter is swept to sea and water becomes exceedingly turbid "red water". Transparency of water is therefore variable.</p>

Reservoir	Lake Keokuk - Mississippi River	Santo Amaro Reservoir — Brasil
Author	P. S. Galtsoff 1923-1924	H. Kleerkoper - 1939
Chemical analysis of water	Not investigated.	<p>The amount of phosphate was less than 0.001 p.p.m.</p> <p>The quantities of nitrogen oscillated between 0.10 & 0.96 pp.m.</p> <p>Organic matter oscillated between 11.0 & 42.0 p.p.m. pH from 5.9—6.9</p> <p>The behaviour of the dissolved oxygen is that of eutrophic lakes.</p> <p>The Reservoir is marked by its weak alkalinity which is in accordance with the surrounding region. The values oscillate between 8.0 & 12.0 p.p.m.</p>
Macrophytic vegetation	<p>During the time of investigation <i>Sagittaria Longifolia</i> grew along the shore & the overflowed islands. Many <i>Ceratophyllum</i> sp. on the shallows. <i>Lemna</i> often abundant and found to cover several acres of water surface with dense green layer.</p>	<p>During the period of low level a large extent of the shore was drained & a rich herbaceous flora chiefly consisting of grasses & Leguminaceae develops itself. As the water level rises again at the end of December, the flat shores covered completely by vegetation, are again overflowed. This large mass of organic matter is rapidly decomposed by bacterial activity greatly favoured by high water temp. The products of this decomposition are largely responsible for yellowish brown colour & give the lake a dystrophic character during part of the year.</p>
Plankton	<p>Plankton was very poor and described as monotonic. It consisted principally of diatoms & blue green algae. The 2 groups in most samples made up 75% of total mass. Next to them were <i>Chlorophyceae</i>, which occurred in almost every sample. Among the diatoms <i>Melosira granulata</i>, <i>Cyclotella mengh.</i>, <i>Synedra</i> spp. & <i>Fragilaria crotonensis</i>. The almost universal <i>Melosira varians</i> was absent. Among the blue greens, <i>Microcystis flosaquae</i>, <i>Aphanizomenon</i> & <i>Anabaena spiroides</i>. Of the green algae there were <i>Eudorina elegans</i>, <i>Pleodorina illinoisensis</i>, <i>Actinastrum hantzschii</i>, <i>Scenedesmus</i> spp., <i>Volvox speimatosphoia</i>. The stems of water plants were covered with many filamentous algae such as <i>Oedogonium</i> spp., <i>Spirogyra</i> spp., <i>Stigeoclonium</i> & <i>Lyngbya</i> spp. Zooplankton consisted of Crustacea, Rotifers, The Copepods were more abundant than Cladocera.</p>	<p>The number of plankton organisms per cc. is very small, but the number of species is not small: few ones characterise the plankton. These were <i>Peridinium</i> spp. <i>Dinobryon</i>, <i>Synura</i> spp. These last 2 did not cause disagreeable taste of water, a fact which the author related to rapid mineralisation of the dead plankton bodies which avoids accumulation of oily substances.</p>

Yan Yean Reservoir - Australia	Aswan Reservoir - River Nile
G. S. West - 1909	Present Investigation
<p>The organic matter averaged about 3.45 p.p.m. The chemical analysis shows a somewhat unusual proportion of chlorides about 20 p.p.m.</p>	<p>The water of the Reservoir is characterised by absence of any marked depletion of nutrient substances as phosphates or nitrate or silicate. Water is also rich in carbonates. The pH oscillates between 7.6 & 8.1. Organic matter oscillates between 5.2 & 7.7. p.p.m. Oxygen is fairly uniformly distributed through out the water of the Reservoir.</p>
<p>The shores where gently sloping are weedy, but away from the margin the lake is fairly free from vegetation. At the weedy margin of the Yan Yean, the marsh plants are chiefly <i>Heleocheis sphacelata</i>; <i>Arun-do phragmites</i>; <i>Potamogaton natans</i>. Flourishing among these larger plants there is an abundant littoral algal flora.</p>	<p>On bare rock near the dam there is scanty vegetation consisting of grasses, <i>Phragmites</i> spp.; <i>Acacia</i> spp. scattered wide apart. No macrophytes were observed but a <i>Chara</i> sp. develops annually on the eastern bank in May and June.</p>
<p>The phytoplankton is rich both in number of species & individuals. It has a rich <i>Desmid</i> flora & remarkably few <i>Myxophyceae</i>. Diatoms were not a feature of the plankton. <i>Melosira granulata</i> is never absent from the collections. The latter has its maximum in the warmest period of the year. Littoral algal flora contained many interesting species e.g. <i>Oedogonium</i> spp., <i>Desmids</i> & <i>Diatoms</i> such as <i>Melosira granulata</i>, <i>Cocconeis placentula</i>. Phytoplankton was partially recruited from the benthos.</p>	<p>The plankton is characterised by its small bulk & scarcity of <i>Myxophyceae</i>. It is mainly composed of <i>Diatoms</i> & <i>Chlorophyceae</i>. Diatoms which characterised the Aswan plankton are the universal spp. <i>Melosira varians</i> & <i>Melosira granulata</i>. <i>Eudorina elegans</i>, <i>Volvox</i> spp. and <i>Pediastrum</i> characterise the Chlorophycean constituent of the plankton catches. The littoral algal flora is richer than the phytoplankton. Some sp. are common to plankton & benthos e.g. <i>Melosira granulata</i> & <i>Synedra ulna</i>. Others appear first in littoral flora & then in plankton e.g. <i>Navicula viridula</i>, <i>Gomphonema</i> sp.; others do not contribute to the plankton e.g. <i>Cladophora</i>, <i>Stigeoclonium</i> spp. Zooplankton mainly Copepod, Cladocera and Rotifers.</p>

is neither varied nor plentiful. It seems therefore, that the silting factor is of considerable importance in studies relating to the biological productivity of reservoirs.

Practically the amount of water in any river-lake is occasionally increased by high rainfall in its water shed area. The resulting increase in the velocity of the current caused by floods will act adversely on the vegetation. The fluctuations in the volume of water may result in the washing away of entire growths in a short time.

If the view, that the essence of this classification (into eutrophic and oligotrophic) lies in thinking that the lake environment is shut off from inflowing streams, be neglected, we naturally arrive at the following concepts regarding biological productivity of reservoirs:

- 1) Reservoirs such as the Aswan Reservoir may be considered as "ideal lakes"; they have alternate fast flowing and slow flowing periods, with sufficient occasional rise to prevent too great an accumulation of silt. In lakes such material commonly remains within the same basin.
- 2) While there are many variants of the three main types, the primary distinction of lake water into oligotrophic, eutrophic and dystrophic types can also be applied to reservoirs. This is mainly because this classification is based not on one factor only, but on practically the whole complex, physical, physiological and biological.
- 3) In reservoirs in general, and especially in the Aswan Reservoir, occasional emptying of the reservoir takes place; there is no over year storage, and this will probably result in the prevention of biological evolution into another type.

That the oligotrophic type can pass over into the eutrophic has also been known, and neither Naumann nor Thienemann have failed to recognise transitions. The classical case reported by Fritsch (1931) is that of the lake of Zürich where, following on the discharge into the lake of sewage effluent, an entire alteration of its character took place. In such cases artificial factors have been at work; but eutrophy can also result from the operation of natural factors. For instance in the investigation of some English reservoirs which have stood idle for some years (Gardiner 1939), all were peculiar in showing a very heavy growth of the blue green alga *Oscillatoria* sp. even during the colder months of the year, a fact which was correlated with standing idle. Now arises a question: to which of these types does the Aswan Reservoir belong?

The classification of lakes into the three types is almost an entirely European development based upon certain lake regions in Europe. No serious attempt has as yet been made to apply the classification to other parts of the world.

The accompanying table (pp. 470-471 & 472-473) is an endeavour

our to sum up conditions prevailing in three reservoirs other than the Aswan Reservoir for purposes of comparison with the latter.

CONCLUSION

From the table it will be realised that the deep rocky reservoirs with little phanerogamic vegetation and scanty phytoplankton are clearly oligotrophic, while the shallow weedy ones are eutrophic.

The general nature of the plankton flora of the Aswan Reservoir is much the same as that of other lakes in areas of old igneous rocks, namely, small bulk of plankton and scarcity of *Myxophyceae*. The Aswan Reservoir belongs therefore to the eutrophic type of lake, owing to the high calcium content, abundant sediments and well developed littoral vegetation. But it occupies an extreme position and differs in several respects from the typical eutrophic lake as defined by Thienemann. The plankton of a typical eutrophic lake consists of *Bacillariae*, *Myxophyceae* of which *Melosira* sp., *Anabaena* sp., and *Microcystis* sp. are representatives. In general the same organisms are found in the Aswan Reservoir but their relative abundance is not the same.

LITERATURE CITED

- FRITSCH, F. E. - Some aspects of the Ecology of Freshwater Algae, with special reference to static waters. *J. Ecol.*, 19, 1931.
- GALTSOFF, P. S. - Limnological observations in the Upper Mississippi. *Bull. Bureau of Fisheries*, 23, 1924.
- GARDINER, A. C. - Some aspects of Waterworks biology. *Ann. Applied Biology*, 26, 1939.
- KLEERKOPER, H. - Limnology of Santo Amaro Reservoir. *Rev. Botany Dept. univ. of Santo Paulo*, 1939.
- MAURAVEISKY, S. D. - Some materials on the biological production of dammed-up water. *Zoological J., U.S.S.R.*, 1943.
- NAUMANN, E. - Nagra synpunkter angående Limnoplanktonsøkologie. *Svensk Bot. Tidskr.*, 13, 1919.
- PEARSALL, W. H. - Biological survey of the River Wharfe. *J. Ecol.*, 18, 1930.
- STRÖM, K. M. - Recent advances in Limnology. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, Session 1927—1928.
- THIENEMANN, A. - Der Sauerstoff in eutrophen und oligotrophen Seen. Stuttgart, 1928.
- VAN OYE, P. - Le potamoplankton du Ruki au Congo. *Belge. Int. Rev. d. ges Hydrobiol. und Hydrogr.*, 4, 1926.
- WEST, G. S. - The algae of the Yan Yean Reservoir, Victoria, A biological and ecological study. *J. Linnean Soc. (B)* 39, 1909.

Dr. W. Junk, Publishers — The Hague — The Netherlands

Just published

Vient de paraître

Vegetatio

Acta geobotanica

Volume II

dutch guilders 30.—

Physiologia Comparata

et

Oecologia

An International Journal of comparative Physiology
and Ecology

Volume II

dutch guilders 36.—

Physiologie de l'Insecte

Les grandes fonctions

Le comportement

Ecophysiologie

par

Rémy Chauvin

dutch guilders 22.—

Advertisements:

1 page: dutch guilders 80.—; 1/2 page: dutch guilders 40.—

Apparate für die

Planktonforschung

Jahrzehntelange Erfahrung auf diesem Gebiet
gewährleisten

hohe Qualität

gut durchgedachte Konstruktionen

sicheres Funktionieren

Verlangen Sie bitte unsern neuen Katalog.

FRIEDINGER, Luzern, Schweiz

Weggisgasse 21

BIOLOGISCH JAARBOEK

Biological Annuary of the Royal Society of Natural History

„Dodonaea' Ghent, Belgium, vol. 16. 1949.

Dutch Guilders 10.—

The Annuary contains, besides summaries of the lectures delivered at the monthly meetings of the Society, scientific papers in English, French, German and Dutch written by: F. Epsteins, Chr. P. Raven, L. Lison, J. Fautrez, M. Goetghebuer, P. Froeschel et R. Claeys, A. Middelhoek, H. Cré, H. J. Lam, K. H. Voous, L. J. Toxopeus, M. J. Sirks, S. G. Kiriakoff et A. A. M. Gillard.

Dr. W. Junk, publishers - The Hague

CONTENTS

V. MARCHESONI. Un nuovo periodo di osservazioni sul fitoplancton del lago di Nemi	333
CURTIS L. NEWCOMBE and JOHN V. SLATER. Temperature Characteristics of Sodon Lake. A dichothermic lake in Southeastern Michigan	346
E. FAURÉ-FREMIET. Le dimorphisme de <i>Espejoia mucicola</i>	379
E. BALECH. Etude de quelques espèces de <i>Peridinium</i> , souvent confondues	390
M. GOETGHEBUER, C. F. HUMPRIES and A. M. FITZGERALD. Metamorphosis of the Chironomidae I	410
A. RUTTNER-KOLISKO. Zum Formwechsel- und Artenproblem von <i>Anuraea aculeata</i>	425
G. ABDIN. Biological productivity of reservoirs	469

Prix de souscription d'un volume (env. 400 pages en 4 fascicules):

fl. Hol. 40.—

Subscription price for the volume (about 400 pages in 4 parts):

Dutch fl. 40.—

Abonnement pro Band (ca. 400 Seiten in 4 Heften):

Holl. fl. 40.—